Z. vergl. Physiologie 71, 219—254 (1971)
© by Springer-Verlag 1971

Zum Mechanismus der Gegenwendung nach mechanisch aufgezwungener Richtungsänderung bei *Schizophyllum sabulosum* (Julidae, Diplopoda)* **

Marie-Luise Burger
II. Zoologisches Institut der Freien Universität Berlin

Eingegangen am 3. November 1970

Proprioceptive Course Control in Millipedes (*Schizophyllum sabulosum*)

Summary. Results: 1. Specimens of the millipede *Schizophyllum* which run on a straight course under dim red illumination were led into a narrow alleyway, about twice their width and more than twice their length. The alleyway was straight except for a bend midway (the angle of bend could be varied). When the millipeds left the alleyway they made a turn of about the same angular size as that of the bend forced upon them, but in the opposite direction, thus they resumed roughly their original bearing. The relation between the amount of alleyway-bend and compensatory turn is non-linear. Such a compensatory turn can also be induced by optical means, i.e. by replacing the alleyway by a bent shadowy path on an otherwise brightly illuminated surface.

2. A single sharp bend has the same effect as many small ones, even of various directions, and the effect is independent of the length of the intervals (that is, whether longer or shorter than the animal) provided the net total of angular amount is the same.

3. The size of the compensatory turn is proportional to the number of the millipede's segments that have passed the bend; e.g. it is decreased to $^1/_2$, if only $^1/_2$ of the millipede has passed it.

4. If, after some forward portion of the animal has completed a compensatory turn, the rear segments are prevented from doing so by quickly lining them up with the front end, the front immediately begins an additional turn in the same direction as the first one. The amount of the turn increases with the number of segments that were prevented from turning. This additional turn can be „postponed" by having the front end creep into a straight alleyway before the line-up.

5. If, after the animal has completely passed the bend, but not yet reached the end of the alleyway, a forward portion is passively pushed into the expected direction of the compensatory bearing, no turning occurs until the animal is completely out of the alleyway. Then it immediately turns about an angle proportional to the number of segments that were prevented from compensating.

* Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Freien Universität Berlin.

** Herrn Prof. Dr. P. Görner danke ich für die Themastellung, die Förderung der Arbeit und ihre kritische Diskussion. — Herrn Dr. G. Wendler und Herrn Dr. H. Mittelstaedt danke ich für die ausführliche kritische Diskussion der Ergebnisse. Für technische Hilfe bei der Herstellung der Zeichnungen danke ich Frau S. Friedemann, bei der Programmierung Frau J. Glathe.

6. If the animal is dragged passively, head first, through a bent alleyway, a compensatory turn is initiated as soon as the millipede resumes locomotion. The amount of the turn is inversely proportional to the speed of the dragging. If the animal is dragged rear end first, however, no compensatory turn ensues.

7. An active compensatory run can be experimentally substituted for by passively dragging the animal, rear or front end first, through a corresponding bend instead, i.e. the millipede runs straight after such a procedure. The result is independent of the speed of the drag.

8. If, after just having actively passed a bend, the animal is induced to run actively backwards through the same bend, no turn occurs.

Conclusions and Hypotheses: 1. If the animal is bent or induced to bend, afferent signals about the amount and the direction of bending of the segments are linearly summed up over all segments and stored, probably in the head ganglia. As source of the afferent signals, segmental proprioceptors at or within the trunk are inferred.

2. The total load of the store determines the direction and the amount of the initial compensatory turn. The afferent signals elicited by the bendings of the subsequent segments gradually unload the store. If the animal is allowed to complete the compensation, the store is totally unloaded. If the afferent signal becomes zero (or reverses its sign) before the store is unloaded, a new turn ensues, the amount of which is proportional to the remainder of the store's load.

3. The process of loading depends on speed and sequence of segmental bendings. The process of unloading, however, is independent of these two parameters within the tested range.

4. The evaluation of the direction of segmental bendings changes its sign if the signal switches from running forward to running backward and vice versa.

5. Compensatory turns in running and stationary animals show different functional relations and should therefore not be confused by using the same term ("homostrophic reflex") for both.

Zusammenfassung. Ergebnisse: 1. Zwingt man *Schizophyllum* während des Laufes durch einen Gang eine Wendung auf, so wendet sich das Tier beim Verlassen des Gangsystems zur Gegenseite. Die Stärke der Gegenwendung hängt von der Größe des Gangwinkels ab. Eine solche Gegenwendung erhält man auch nach Ablenkung der Tiere vom Geradeauslauf durch optische Reize.

2. Ein einziger scharfer Winkel wird wie viele kleine Winkel mit zusammen gleicher Größe bewertet. In Betrag und Richtung unterschiedliche segmentale Abbiegungen werden verrechnet; dabei können diese Abbiegungen nacheinander oder gleichzeitig erfolgen.

3. Die Stärke der Gegenwendung hängt ab von der Anzahl der Segmente, die eine Abbiegung erfahren haben.

4. Unterbricht man die Gegenwendung durch Geraderichten des Tieres, so erfolgt sofort eine erneute Wendung im Drehsinn der Gegenwendung. Ihre Größe nimmt zu mit der Anzahl der Segmente, die die Gegenwendung zum Zeitpunkt der Unterbrechung noch nicht durchlaufen hatten.

5. Solange sich noch Segmente in der Gegenbiegung befinden, wird keine erneute Wendung im Drehsinn der Gegenwendung eingeleitet.

6. Werden die Segmente von vorne nach hinten passiv sukzessive abgebogen, so erfolgt anschließend eine aktive Gegenwendung. Die Stärke dieser Gegenwendung nimmt mit der Geschwindigkeit der vorangegangenen passiven Abbiegungsfolge ab. Nach passiven sukzessiven Abbiegungen der Segmente von hinten nach vorne erfolgt keine Gegenwendung.

7. Werden nach einem Winkellauf die Segmente in Gegenwendungsrichtung passiv sukzessive abgebogen, so läuft das Tier anschließend geradeaus weiter wie

UNIV. LEIDEN BIBL.

nach einer aktiven Gegenwendung. Geschwindigkeit und Reihenfolge der Abbiegungen bei der Gegenwendung waren im vorliegenden Versuchsrahmen ohne Einfluß.

8. Nach einem Vorwärtslauf und einem anschließenden Rückwärtslauf durch denselben Winkelgang läuft das Tier anschließend vorwärts geradeaus weiter.

Folgerungen: 1. Es wird ein afferenter Anteil der segmentalen Erregungen summiert und gespeichert. Die Speicherung erfolgt wahrscheinlich in einem Kopfganglion. Der zentrale Speicher hat eine Kapazitätsgrenze. Als Rezeptoren für die Winkelwahrnehmung sind segmental angeordnete Proprioceptoren im Rumpf zu fordern.

2. Die Gesamtladung des Speichers bestimmt die Richtung und Stärke der Einleitung der Gegenwendung. Die Afferenzen, die nacheinander durch die Abbiegung der Segmente entstehen, entladen stufenweise den Speicher. Wenn das Tier eine volle Gegenwendung ausführen kann, wird der Speicher vollständig entladen. Wenn der afferente Eingang Null wird (oder sein Vorzeichen umkehrt), bevor der Speicher entladen ist, wird eine neue Wendung eingeleitet, deren Größe proportional der Restladung ist.

3. Der Prozeß der Speicheraufladung hängt ab von der zeitlichen und räumlichen Aufeinanderfolge der segmentalen Afferenzen; der Entladungsprozeß ist, im vorliegenden Versuchsrahmen, von diesen beiden Parametern unabhängig.

4. Die Vorzeichenbewertung einer Biegungsafferenz wechselt mit der zentralen Umschaltung der Laufrichtung.

5. Gegenwendungen beim fortbewegten und nicht fortbewegten Tier („Homostrophischer Reflex") zeigen verschiedene Gesetzmäßigkeiten.

A. Einleitung

Zwingt man einen Juliden durch ein Hindernis, seine Laufrichtung zu ändern, so führt er am Ende des Hindernisses eine Wendung zur entgegengesetzten Seite aus; er läuft dadurch annähernd in der ursprünglichen Richtung weiter. Ein ähnliches Verhalten ist für verschiedene Tierarten, z.B. aus der Gruppe der Ciliaten, Anneliden, Insekten, Krebse und Wirbeltiere unter folgenden Begriffen beschrieben worden: „reverse turning", „correction behaviour", „spontaneous alternation", „Homostrophische Reaktion", „turn alternation", „delayed compensatory response", „angle sense" und „reactive inhibition". Eine Literaturübersicht findet sich bei Barnwell (1965) und Meuer (1967). Bei vielen der bisher untersuchten Arten ist die Größe der Gegenwendung abhängig von der Größe der aufgezwungenen Wendung (Dingle, 1964a, 1965; Barnwell, 1965; Kupfermann, 1966; Meuer, 1967).

Für die Wahrnehmung der Wendung und Kontrolle der Gegenwendung werden Receptoren (Proprio-, Berührungs-, Beschleunigungs- und Lichtreceptoren) bzw. das Zentralnervensystem verantwortlich gemacht. Der Anteil des Zentralnervensystems an der Gegenwendung wird als „reactive inhibition" beschrieben. Dieser Begriff wurde von Hull (1943) eingeführt und beinhaltet die zentralnervöse Hemmung einer Bewegungswiederholung.

Von einigen Autoren (Jander, 1963; Lindauer, 1964; Barnwell, 1965; Dingle, 1965; von Hagen, 1966) wird die Erscheinung der Gegenwendungen mit der kinästhetischen Orientierung in Verbindung gebracht, einer Orientierung aufgrund vorangegangener Bewegungsfolgen (Bartels, 1929; Görner, 1966).

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit dem Gegenwendungsverhalten von Juliden. Es wird der Anteil der Peripherie und des zentralen Nervensystems an der Registrierung der Richtungsänderung und an der Steuerung der Wendungen untersucht.

B. Material und Methode

Juliden der Art *Schizophyllum sabulosum aimatopodum* (RISSO)[1] wurden im Frühjahr in Südost-Frankreich gesammelt und in Terrarien in feuchtem Torf bei Zimmertemperatur gehalten. Feuchtigkeitsgrad und Lichteinfluß unmittelbar vor den Versuchen wurden möglichst konstant gehalten, da sie das Gegenwendungsverhalten beeinflussen können (Hughes, 1967). Die Tiere wurden daher vor den Versuchen in abgedunkelte Petrischalen mit feuchtem Filterpapier überführt. Die Versuchstemperaturen lagen zwischen 20 und 28° C.

Die Versuche wurden unter Rotlicht (Dunkelkammerleuchte, 45 cm über dem Mittelpunkt der Lauffläche, 1,5 Lux) durchgeführt. Die Lauffläche bestand aus weißem Filterpapier und war von einer 5 cm hohen Abschirmung aus weißem Papier umgeben. Aus roten Trovidurleisten wurden Laufgänge gelegt (Abb. 1a). Die Trovidurleisten waren gegeneinander beweglich. In allen Versuchen betrug die lichte Weite der oben offenen Gänge 0,6 cm und lag damit über der Antennenspannweite der Tiere. Die Tiere waren maximal 4,5 cm lang; ihre Körperlängsachse war vor dem Verlassen des Gangsystems in jedem Fall wieder gestreckt.

Für alle Winkelmessungen galt der Ausgangsteil G 2 als Bezugsrichtung. Laufwendungen im Uhrzeigersinn (= Rechtswendungen) werden im folgenden mit positivem, im Gegenuhrzeigersinn (= Linkswendungen) mit negativem Vorzeichen versehen. Wenn nicht anders angegeben, wurden die Gangteile G 1 und G 2 in einem Winkel von $-60°$ aneinandergelegt (im folgenden „Winkelgang" genannt). Zu jedem Versuch wurde eine Kontrolle mit einem geraden Gang von 11 cm Länge durchgeführt.

Der Ausgang des Gangsystems bildete den Mittelpunkt eines Kreises mit einem Radius von 10 cm. Die Versuchsfläche wurde über eine vertikale Glasscheibe (Dicke = 0,2 cm) auf eine Registrierfläche gespiegelt. Die Bewegung des Hinterendes wurde dort vom Verlassen des Gangsystems an bis zum Überschreiten der Kreislinie aufgezeichnet. Ausgewertet wurden der Anfangswinkel α, der Übergangswinkel β und der Radiuswinkel γ (Abb. 1b). Die Winkelwerte wurden anschließend in 10°-Klassen zusammengefaßt. Wenn nicht anders angegeben, wurde der Radiuswinkel γ zur Auswertung herangezogen. Sein Wert liegt in der Regel zwischen dem des Anfangswinkels α und dem des Übergangswinkels β. Für einige Versuche wurden Filmauswertungen herangezogen. Die Filme (12 Bilder/sec) oder Einzelaufnahmen wurden mit einer 16 mm-Kamera aufgenommen, die in 1 m Entfernung über der Lauffläche angebracht war. Für die Aufnahmen wurde die Lauffläche durch einen Lichtkasten von unten (990 Lux) beleuchtet.

Vor jedem Lauf durch den Gang liefen die Tiere mindestens 5 cm auf Filterpapier frei vorwärts. Eventuell vorhandene Wendetendenzen konnten dabei durch

1 Herrn J. P. Mauriès danke ich für die Artbestimmung.

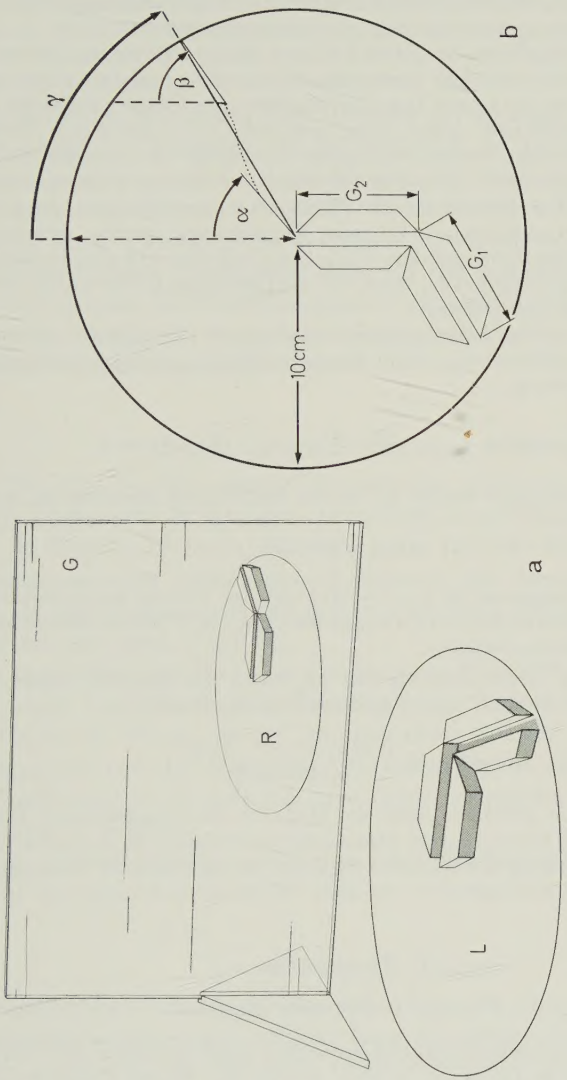

Abb. 1 a u. b. Versuchsanordnung. a Übersicht. *R* Registrierfläche; *L* Lauffläche; *G* Glasscheibe. Die Abschirmung ist weggelassen. b Schema des Laufganges und der ausgewerteten Winkel. *G 1*, *G 2* Teile des Winkelganges; α Anfangswinkel; β Übergangswinkel; γ Radiuswinkel; gepunktete Linie: willkürlich gewähltes Laufbeispiel

Wendungen ausgeglichen werden; erst wenn die Tiere geradeaus liefen, wurden sie von einem in Laufrichtung vorgehaltenen geraden Glasröhrchen ($\varnothing = 0{,}5$ cm, Länge = 8 cm) aufgenommen, durch das sie mit gerader Körperlängsachse in den Gangteil G 1 hineinliefen. Soweit notwendig, wurden die Tiere durch Pinselberührung der letzten Segmente aktiviert. Beim Ganglauf berührten die Antennenspitzen, unterstützt durch Pendelbewegungen der ersten Segmente, abwechselnd die Gangwände. Die Tiere hatten während des Ganglaufes in der Regel keinen Rumpf-

kontakt zu den Gangwänden (Filmaufnahmen). Die Gegenwendung wurde vermutlich durch fehlenden Antennenkontakt am Gangende ausgelöst.

Aufgrund der Ergebnisse von (zum Teil hier nicht aufgeführten) Vorversuchen wurden in den Hauptversuchen Läufe, die miteinander verglichen werden sollten, mit denselben Tieren am selben Tage durchgeführt. Die Gänge wurden für zu vergleichende Fragestellungen gleich lang gehalten. Um individuelle Tendenzen statistisch auszugleichen, wurden mindestens 6, meist 20 Tiere geprüft. Es können Bahnungseffekte auftreten; jedes Tier lief daher nur fünfmal nacheinander durch das Gangsystem. Die Reihenfolge der Versuche in verschiedenen Anordnungen wurde durch das Los bestimmt. Zu jeder Fragestellung wurden zwei Kontrollversuche durchgeführt, einer mit dem Winkelgang und einer mit dem geraden Gang.

Es erwies sich als erforderlich, einen Teil der Diskussion bereits an die jeweiligen Versuchsergebnisse anzuschließen.

Die Versuche wurden kreisstatistisch ausgewertet[2] (Bartschelet, 1965). Aus n zirkulär verteilten Meßwerten α_i ergibt sich der mittlere Laufwinkel als die Richtung des mittleren Vektors α_r.

$$\alpha_r = \arctan \frac{W}{V}, \qquad W = \sum \sin \alpha_i, \qquad V = \sum \cos \alpha_i.$$

Die Länge a des mittleren Vektors α_r, die ein Maß für die Streuung ist, errechnet sich aus $a = R/n$;

$$R = \pm \sqrt{W^2 + V^2}.$$

Die Streuung im Bogenmaß ist $s_B = \pm \sqrt{2\,(1-a)}$. Im Verlauf der Arbeit wird die Streuung als Standardabweichung s angegeben; um s in Winkelmaßen zu erhalten, wird s_B mit $360°/2\pi$ multipliziert.

Zum Vergleich der Mittelwerte α_{r1} und α_{r2} zweier Stichproben wurde ein abgewandelter F-Test in Form einer Varianzanalyse angewandt:

$$F = (N-2)\,\frac{N\,s_{1,2}^2 - n_1 s_1^2 - n_2 s_2^2}{n_1 s_1^2 + n_2 s_2^2}.$$

n_1 und n_2 stellen die jeweilige Anzahl der Meßwerte der verglichenen Stichproben dar; $N = n_1 + n_2$; s_1 und s_2 sind die Standardabweichungen von α_{r1} und α_{r2}. $s_{1,2}$ ist die Standardabweichung des Mittelwertes $\alpha_{r1,2}$, der sich aus der Vereinigung der beiden Stichproben errechnet.

C. Vorversuche

Versuch 1: Optische Marken

Um einen eventuellen Einfluß optischer Marken unter den Versuchsbedingungen bei Rotlicht zu prüfen, wurde die Tendenz der Tiere, auf schwarze Flächen zuzulaufen (Klein, 1934), unter Weißlicht bzw. Rotlicht geprüft.

Startpunkt war der Mittelpunkt einer Arena ($\varnothing = 30$ cm), die aus einer Lauffläche aus weißem Filterpapier mit einer 10°-Kreiseinteilung bestand. Die Lauffläche war von einem 30 cm hohen weißen Zylinder umgeben. In 90°-Winkelabständen befanden sich in Horizonthöhe vier schwarze Flächen (14° hoch, 16°

2 Herrn Prof. Dr. O.-J. Grüsser danke ich dafür, daß er einen LINC-8-Digital-Rechner zur Verfügung stellte.

breit). Ihre Lage wurde nach je 10 Läufen um 10° verschoben. Die Arena wurde von oben durch Weißlicht (Glühbirne, 620 Lux) bzw. Rotlicht (Dunkelkammerleuchte, 1,5 Lux) beleuchtet. Es wurden jeweils 40 Tiere mit je 10 Läufen nacheinander geprüft. Die Ausgangslage der dunkeladaptierten Tiere war zufällig.

Bei Weißlicht laufen die Tiere deutlich auf schwarze Flächen zu. Im χ^2-Test ergab ein Vergleich der 20°-Sektoren, in denen sich schwarze Scheiben befanden, mit den benachbarten 20°-Sektoren in allen Fällen signifikante Unterschiede ($P < 0{,}01$). Unter Rotlicht ist die Verteilung der Läufe unter sonst gleichen Bedingungen zufällig ($P \geqq 0{,}35$).

Aufgrund dieses Ergebnisses wird für die folgenden Versuche, die unter den gleichen Rotlichtbedingungen wie oben durchgeführt wurden, angenommen, daß die Versuchsanordnung mit dem Gangsystem keine optischen Orientierungsmarken bietet.

Versuch 2a und b: Vorzugsrichtungen

a) Es sollte geprüft werden, ob unter den gegebenen Versuchsbedingungen bestimmte Richtungen bevorzugt eingeschlagen werden. Die Tiere (40 Tiere, je 10 Läufe) starteten unter Rotlicht im Mittelpunkt der Versuchsanordnung, jedoch ohne Laufgang; ihre Ausgangslage war zufällig. Es ergibt sich eine zufällige Kreisverteilung der Läufe. Ein χ^2-Test (45°-Sektoren) ergab $P \geqq 0{,}26$.

b) Vergleicht man die Gegenwendung der Tiere (10 Tiere, je 5 Läufe) nach einem Lauf durch den Winkelgang in Ganganordnungen, deren Richtungen im Raum um 90° gegeneinander gedreht sind, so ist eine Abhängigkeit von der Raumlage des Gangsystems nicht festzustellen. Der Unterschied der Mittelwerte der Gegenwendungen ($+54°$ und $+51°$) ist zufällig ($P > 0{,}05$).

Von Außeneinflüssen abhängige Vorzugsrichtungen der Tiere sind also für die folgenden Versuche nicht zu erwarten.

Versuch 3a und b: Spuren

Schizophyllum kann Wehrsäfte absondern, die offensichtlich auch auf Artgenossen abschreckend wirken. Tiere, die gerade Sekret abgesondert hatten, wurden für die Versuche nicht verwendet. Im folgenden sollte untersucht werden, ob auch andere Substanzen, die möglicherweise abgegeben werden, abschreckend oder spurenbildend wirken.

a) 8 Tiere durchliefen je dreimal den Winkelgang ($-60°$). In einer Laufserie wurde die Lauffläche nach zwei Läufen ausgewechselt. In einer zweiten Serie wurde die Lauffläche verwendet, die von vorangegangenen Versuchen her deutlich Schmutzspuren in der $+30°$-Richtung aufwies. Diese Lauffläche wurde nicht ausgewechselt. Der Unterschied beider Ergebnisse ist zufällig ($P > 0{,}05$).

b) In einer leeren Arena mit einseitig stark benutzter Lauffläche zeigen Läufe im Mittelpunkt gestarteter Tiere (20 Tiere, je 10 Läufe) eine zufällige Kreisverteilung (χ^2-Test: $P \geqq 0{,}39$).

Ein Einfluß von Spuren auf die Richtung der Gegenwendung wird aufgrund dieser Ergebnisse für die weiteren Versuche nicht berücksichtigt.

Versuch 4: Geradeauslauf auf freier Fläche

Da alle Richtungsänderungen auf einen Geradeauslauf der Tiere bezogen werden, ist es von Interesse, die Stabilität der Geradeausrichtungen in einer homogenen Umgebung zu kennen. Nach Klein (1934) können Juliden im Dunkeln nicht geradeaus laufen. Es wurde daher die Fähigkeit der Tiere zum Geradeauslauf unter dem in allen Versuchen verwendeten dunklen Rotlicht geprüft.

Die Geradlinigkeit der Läufe wurde bei diffuser Lichtkastenbeleuchtung von unten (660 Lux) und bei Rotlichtbeleuchtung von oben (1,5 Lux) gemessen. Die Tiere starteten am Rand der Arena durch ein Glasröhrchen in Richtung Arenamitte. Zur Auswertung wurden die Richtungswechsel gezählt, die Differenz zwischen der Lauflinienlänge und der geradlinigen Verbindung von Start und Ziel (35 cm), sowie die Differenz zwischen Startwinkel α und Übergangswinkel β gemessen.

Das Verhältnis der Richtungsabweichungen nach rechts und links betrug bei Rotlicht insgesamt 49:49, bei Weißlicht 47:47; die Differenz zwischen der Lauflinienlänge und der geradlinigen Verbindung zwischen Start und Ziel betrug im Mittel bei Rotlicht 1,1 cm, bei Weißlicht 1,3 cm. Die Differenz zwischen α und β betrug im Mittel bei Rotlicht 8°, bei Weißlicht 10° ($P > 0{,}05$).

Der Versuch zeigt, daß die Tiere in der Lage sind, auf freier Fläche ihren Lauf, mit Pendelbewegungen um die Fortbewegungsrichtung, geradlinig fortzusetzen[3]. Ein Unterschied der Geradlinigkeit der Fortbewegung unter den beiden Beleuchtungsbedingungen ist nicht festzustellen.

Versuch 5: Einfluß der Ganglänge auf die Stärke der Gegenwendung; Seitentendenzen

Die Tiere sind nach dem Durchlaufen eines Gangwinkels vor der Gegenwendung jeweils wieder gestreckt; die Erregungen, die durch die Wendung im Gang ausgelöst werden und die die Stärke der Gegenwendung bestimmen, müssen also gespeichert werden. In dem folgenden Versuch soll der Einfluß der Lauflänge (bzw. der Zeitspanne) von der Gangwendung bis zur Gegenwendung auf den Inhalt des Speichers untersucht werden.

3 Dieses Ergebnis wurde auf einer Kugelapparatur, durch die die Raumlage der Körpermitte des Tieres konstant gehalten wurde, überprüft und im wesentlichen bestätigt. Herrn Dr. E. Kramer danke ich hierbei für die Bereitstellung der von ihm entwickelten Apparatur.

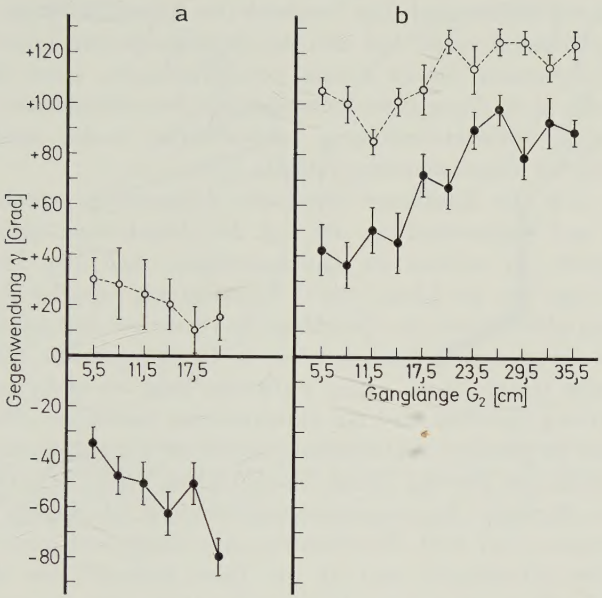

Abb. 2a u. b. Abhängigkeit der Gegenwendung γ von der Länge des Gangteiles *G 2* beim selben Versuchstier (Nr. 5). a 1. Serie vom 21. 9. bis 23. 9. 67. b 2. Serie vom 22. 10. bis 25. 10. 67. Kreise, unterbrochene Kurven: Radiuswinkel γ nach einem Lauf durch den Winkelgang; Punkte, durchgezogene Kurven: Radiuswinkel γ nach einem Lauf durch einen geraden Gang. Für jeden Kurvenpunkt ist die Streuung (senkrechte Linie) als Fehler des Mittelwertes $m \pm \frac{\sqrt{n}}{s}$ $(n = 20)$ eingezeichnet

Es wurden Läufe durch den Winkelgang und den geraden Gang ausgeführt. Der Gangteil G 1 war in allen Serien 5,5 cm lang. Die Länge des Gangteiles G 2 wurde pro Serie in 3 cm-Schritten von 5,5—20,5 cm bzw. 35,5 cm verändert. Es wurden 20 Serien durchgeführt, in denen je fünf individuell gekennzeichnete Tiere geprüft wurden. Die Reihenfolge der Tiere und der Ganglängen wurde ausgelost.

In 80% der Serien zeigt sich eine Abhängigkeit der Stärke der Gegenwendung von der Ganglänge G 2. Individuell verschieden kann die Stärke der Gegenwendung mit wachsender Ganglänge zu- oder abnehmen. Diese Abhängigkeit kann selbst bei dem gleichen Tier mit dem Versuchsdatum wechseln (Abb. 2). Bei jedem Tier verläuft die Kurve, die aus Läufen durch einen geraden Gang mit wachsender Länge von G 2 resultiert, in einer Serie annähernd parallel zu der Kurve aus Läufen durch einen Winkelgang mit wachsender Länge von G 2.

Diskussion der Versuche 1—5

Die bereits nach einem Lauf durch den geraden Gang auftretenden Abweichungen von der 0°-Richtung zeigen, daß bei den Tieren Seiten-

tendenzen vorhanden sind. Ein Vergleich des Anfangswinkels α mit dem Übergangswinkel β zeigt, daß sich die Seitentendenzen nicht in einem Kreislauf fortsetzen. Dieses Fehlen von Kreisläufen weist darauf hin, daß sich die nach Gangläufen auftretenden Seitentendenzen nicht auf eine ständige Sollwertverstellung zurückführen lassen, sondern nach Ausführung der Gegenwendung gelöscht sind.

Wenn sich die Lauflänge (bzw. die Zeitspanne) zwischen Gangwendung und Gegenwendung nur auf den Inhalt des Speichers auswirken würde, so müßten die Laufrichtungen nach dem Durchlaufen gerader Gänge von der Länge von G 2 unabhängig sein. Die Ähnlichkeit der Abhängigkeiten von der Ganglänge in Versuchen mit geradem Gang und Winkelgang weist auf asymmetrische Erregungen hin, die während eines Laufes durch einen Gang auftreten und ebenfalls gespeichert werden. Dieser Speicher wird mit zunehmender Lauflänge offensichtlich zunehmend aufgeladen und bestimmt die Stärke der Seitentendenz nach Läufen durch den geraden Gang; nach Läufen durch den Winkelgang wird seine Wirkung der Gegenwendungstendenz überlagert. Da diese Seitentendenzen nur nach Durchlaufen eines Ganges auftreten (keine anschließenden Kreisläufe), und da die Tiere während des Ganglaufes keinen Rumpfkontakt mit der Gangwand haben, ist es am wahrscheinlichsten, daß thigmotaktische Reize, die während des Ganglaufes über die Antennen einwirken, asymmetrische Erregungen bewirken. Dieser Erregungsüberlagerung wegen kann aus den vorliegenden Versuchen eine Aussage über den Einfluß der Lauflänge (bzw. der Zeitspanne) zwischen Gangwendung und Gegenwendung auf die Ladung des während der Gangwendung aufgeladenen Speichers nicht getroffen werden.

In ähnlichen Versuchen zeigten sich von der untersuchten Tierart abhängige, unterschiedliche Einflüsse der Lauflänge bzw. der Zeit auf die Stärke der Wendetendenz (Dingle, 1961, 1964a, 1965; Grosslight and Thicknor, 1953; Grosslight and Harrison, 1961; Watanabe and Iwata, 1965; Hughes, 1966).

Versuch 6: Gegenwendung nach optischer Ablenkung von der Geradeausrichtung

Um beim intakten Tier Kontaktreize während eines Winkellaufes auszuschalten, wurde die Lichtscheu der Tiere zur Ablenkung von der Geradeausrichtung ausgenutzt.

Mit Hilfe einer starken Beleuchtung von oben (2560 Lux) und schwarzer Pappstreifen, die in 1 cm Entfernung über der Lauffläche angebracht waren, wurde eine gewinkelte Schattenbahn hergestellt. Die Tiere liefen durch ein Glasrohr in die Schattenbahn hinein und folgten zunächst geradeaus der Schattenrichtung. An der Stelle, wo die Schatten-

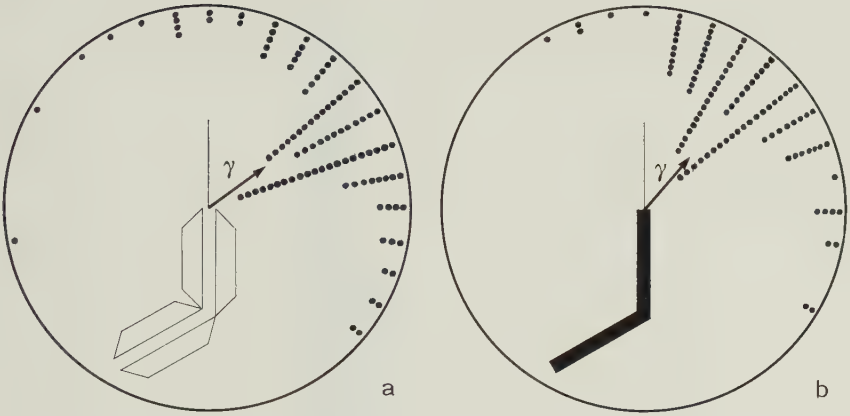

Abb. 3a u. b. Gegenwendung nach mechanischer und nach optischer Ablenkung. a Ganglauf. b Schattenbahnlauf. Der Pfeil gibt den mittleren Radiuswinkel γ an. Jedes Diagramm 100 Läufe, 20 Tiere. a $\gamma = +54°$, $s = \pm 35°$. b $\gamma = +41°$, $s = \pm 26°$. Die Mittelwerte von a und b sind signifikant verschieden ($P < 0{,}01$)

bahn eine Winkelung aufwies, ließen sich einige Tiere von der Geradeausrichtung ablenken und durchliefen dadurch eine Winkelung von $-60°$. Wenn sie das Ende der Schattenbahn erreicht hatten, wurde auf Rotlicht umgeschaltet. Anschließend wurden zum Vergleich Läufe mit dem Winkelgang durchgeführt.

Die Tiere zeigten auch nach der Ablenkung durch optische Reizeinwirkung Gegenwendungen. Der mittlere Laufwinkel ist signifikant kleiner als der nach Winkelgangläufen (Abb. 3). Dies könnte darauf zurückzuführen sein, daß Seitentendenzen, die mit den Berührungsreizen während des Ganglaufes in Zusammenhang stehen (s. Versuch 5), bei den Schattenbahnläufen fortfallen.

Der Versuch zeigt, daß das Gegenwendungsverhalten nicht nur an mechanische Ablenkung gebunden ist, sondern daß es auch im Zusammenhang mit einer Richtungsänderung durch optische Reize auftreten kann.

D. Hauptversuche

I. Die mechanisch aufgezwungene Wendung (Speicheraufladung)

Versuch 7: Größe von Anfangswinkel und Übergangswinkel

In Abb. 4 ist die Häufigkeit verschiedener Anfangswinkel α nach einem Lauf durch den Winkelgang aufgetragen. Der Mittelwert liegt bei $\mp 52°$. Trägt man den Übergangswinkel β als Funktion des Anfangswinkels α auf, so läßt sich zeigen, daß β annähernd linear mit α zunimmt

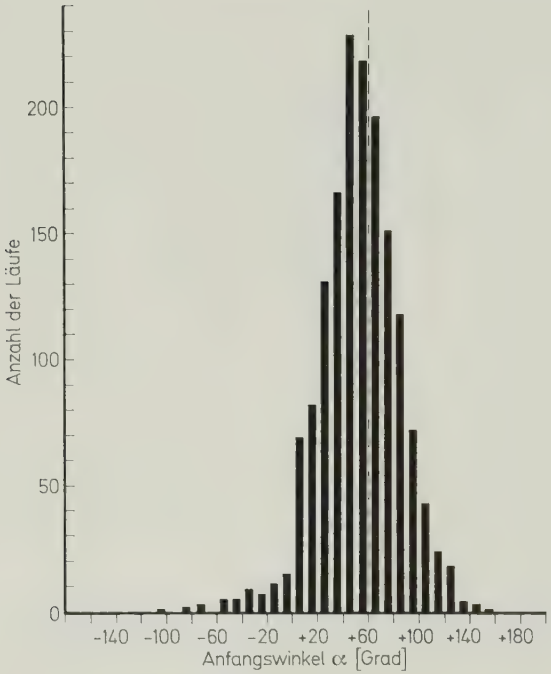

Abb. 4. Verteilung der Anfangswinkel α nach einem Lauf durch einen Winkelgang (−60°). 1587 Läufe, 200 Tiere. Unterbrochene Linie beim Erwartungswert +60°

(Abb. 5): Die Versuchstiere laufen nahezu (mit einer geringen mittleren Abweichung von ± 4°) in der gleichen Richtung weiter, die bei Verlassen des Ganges eingeschlagen wurde.

Versuch 9: Hintereinandergeschaltete Winkel

Die Tiere durchliefen in einem doppelt gewinkelten Gangsystem nacheinander zwei Winkel. Die Ergebnisse zeigen, daß die Reizeinwirkungen während der beiden Winkelläufe verrechnet werden (Abb. 6). Durchläuft das Tier z. B. einen um +60° gewinkelten Gang und anschließend einen um −60° gewinkelten Gang, so läuft es danach geradeaus weiter (s. Abb. 6e). Nach dem Durchlaufen zweier um jeweils ±30° gewinkelter Gänge erfolgt eine Gegenwendung, die in der Größe einer Gegenwendung nach einem Lauf durch einen um −60° gewinkelten Gang entspricht (s. Abb. 6h und b).

Zur Erklärung der Gegenwendung nach mehrfachen Biegungsreizen genügt die Annahme additiver Verrechnung der registrierten Wendungen.

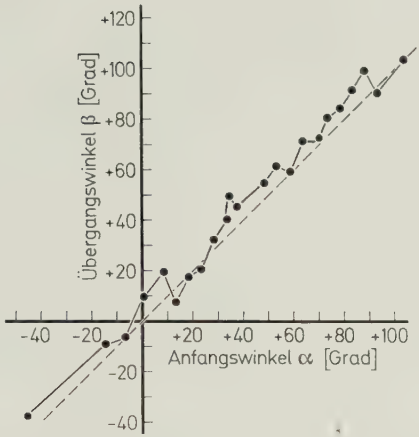

Abb. 5. Abhängigkeit des Übergangswinkels β vom Startwinkel α. Insgesamt 1587 Läufe, 200 Tiere (s. Abb. 4). Unterbrochene Linie: Winkelhalbierende

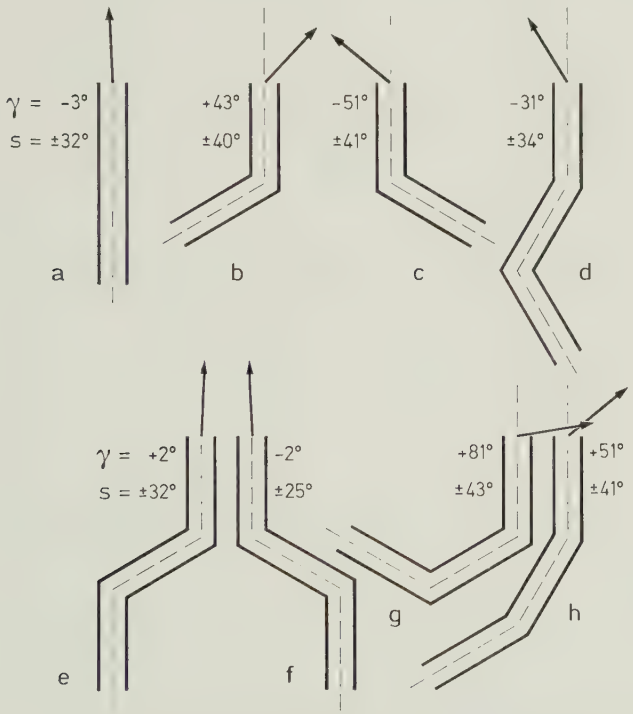

Abb. 6. Verrechnung nacheinander durchlaufener Winkel. Gleichlange Gangabschnitte (5,5 cm). Lange Pfeile: mittlerer Radiuswinkel γ. Jeweils 50 Werte, 10 Tiere. Folgende Laufwinkel sind gegeneinander gesichert: a, e und f gegen b und c ($P < 0{,}001$); a, e und f gegen d ($P < 0{,}01$); (c gegen d ($P < 0{,}05$)); b gegen g ($P < 0{,}01$)

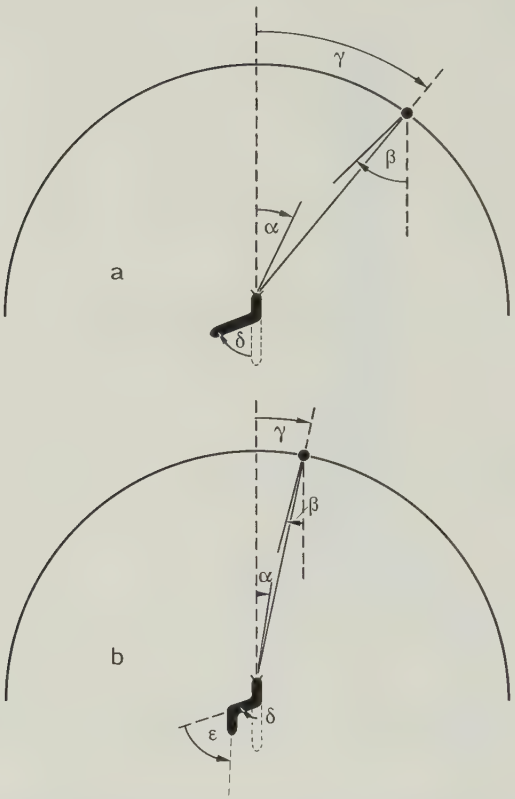

Abb. 7a u. b. Gegenwendung nach einfacher (a) und doppelter (b) Abbiegung des frei laufenden Versuchstieres. δ, ε passive Abbiegung; α Anfangswinkel; β Übergangswinkel; γ Radiuswinkel. a einfache Abbiegung: $\delta = -69°$; $\alpha = +26°$; $\beta = +46°$; $\gamma = +40°$. b doppelte Abbiegung: $\delta = -72°$; $\varepsilon = +70°$; $\alpha = +9°$; $\beta = +14°$; $\gamma = +12°$. γ_a gegen γ_b: $P < 0{,}001$. Jedes Diagramm Mittelwerte aus 70 Läufen

Es soll noch auf einen scheinbaren Widerspruch hingewiesen werden, der sich aus einem Vergleich der Ergebnisse aus dem oben angeführten Versuch 9 ergibt. Nach einem Lauf durch den Winkelgang lag die Richtung der Gegenwendung im Mittel bei $+43°$ (s. Abb. 6b). Zwang man die Tiere jedoch, anschließend an den Winkelgang von $-60°$, einen spiegelbildlichen ($+60°$) aktiv zu durchlaufen, so liefen sie am Gangende geradeaus weiter (s. Abb. 6f). Der im Winkelgang aufgeladene Speicher wird also durch eine erzwungene Gegenwendung von $+60°$ ebenso wie durch eine „freie" Wendung von $+43°$ entladen. Dieses Problem soll hier nicht diskutiert werden.

Nach den bisherigen Versuchen könnte man vermuten, daß die Größe des Gangwinkels direkt gemessen wird. In den folgenden Versuchen soll diese Möglichkeit geprüft werden.

Versuch 10: Gleichzeitige Abknickung verschiedener Körperabschnitte

Einem frei (ohne Gang) laufenden Tier wurde ein hinterer Körperabschnitt einfach und in einem zweiten Versuch doppelt (Z-förmig) abgeknickt. Die Gegenwendung ist im zweiten Fall schwächer (Abb. 7). Auf die starke Differenz zwischen α und β bei Gegenwendung nach passiver hinterer Abknickung an frei laufenden Tieren wird weiter unten (Versuch 24) eingegangen werden. Auch eine Verrechnung verschiedener gleichzeitiger segmentaler Biegungsreize ist demnach möglich.

Die Fähigkeit von Tieren, ohne äußere Bezugspunkte verschiedene Abweichungen von der Geradeausrichtung zu verrechnen, ist in einem anderen Zusammenhang als kinästhetische Reizfolgeintegration bereits beschrieben worden (Görner, 1958, 1966; von Hagen, 1966; Moller, 1970).

Versuch 11: Abknickung eines geraden Ganges

Die Tiere liefen in einem geraden Gang, der aus den Gangteilen G 1 und G 2 bestand. Während sie die Verbindungsstelle von G 1 und G 2 durchliefen, wurde das hintere gegen das vordere Körperende um 60° nach links abgeknickt. Beim Weiterlaufen wurden also die Segmente hinter der Knickstelle nacheinander abgebogen. Abb. 8a zeigt, daß die Gegenwendung mit der Anzahl der abgebogenen Segmente zunimmt.

Ein Kontrollversuch, bei dem die gesamte Ganganordnung mit dem Tier seitlich um 1 cm verschoben wurde, stellte sicher, daß die Störung durch das Verschieben insgesamt ohne Einfluß ist ($P > 0{,}05$). In einem weiteren Kontrollversuch wurde die Anordnung abwechselnd nach rechts und links verschoben. Auch die Richtung der Verschiebung und damit der einseitige Körperkontakt mit der Gangwand zeigt keinen signifikanten Einfluß auf die Stärke der Gegenwendung ($P > 0{,}05$).

Versuch 12: Geraderichten eines gewinkelten Ganges

Die Tiere liefen in einen Winkelgang. Während sie sich gerade in der Gangwinkelung befanden, wurde der hintere Körperabschnitt gegen den vorderen geradegerichtet, indem der Gangteil G 1 verschoben wurde. Die Tiere liefen geradeaus in G 2 weiter.

Es zeigt sich, daß die Stärke der Gegenwendung zunimmt mit der Anzahl der Segmente, die bereits die Gangwinkelung durchlaufen hatten (Abb. 8b).

Aus den Ergebnissen der Versuche 11 und 12 läßt sich schließen, daß bei einem Winkellauf die Winkelgröße nicht direkt gemessen wird, sondern daß segmental Reize einwirken, die bezüglich der Gegenwendung summiert werden. Der Vergleich beider Versuchsabläufe (11 und 12) stellt sicher, daß es nicht nur die Lage der passiven Knickungsstelle ist, die die Stärke der späteren Gegenwendung bestimmt: Beim Abknicken

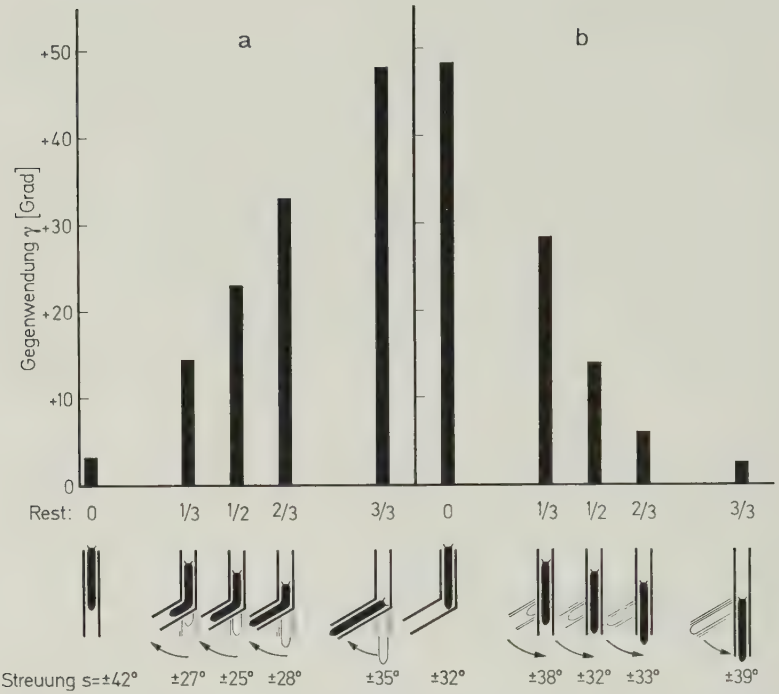

Abb. 8a u. b. Abhängigkeit der Gegenwendung von der Länge des Körperabschnittes, der eine Gangwendung durchlaufen hat. a Bei Abbiegung verschieden langer Körperabschnitte beim Lauf durch einen geraden Gang. Abbiegungswinkel $-60°$. b Bei Geraderichten verschieden langer Körperabschnitte beim Lauf durch den Winkelgang. Abszisse: Länge des abgebogenen (geradegerichteten) Körperabschnittes, bezogen auf die Tierlänge. Ordinate: Radiuswinkel γ. Jeder Block 104 Werte, 20 Tiere

der letzten zwei Drittel des Körpers bei Versuch 11 durchlaufen gleich viele Segmente die Biegung (s. Abb. 8a: „$^2/_3$“), wie vor dem Geraderichten des letzten Drittels des Tierkörpers in Versuch 12 (s. Abb. 8b: „$^1/_3$“); die Gegenwendungen entsprechen dabei einander, obwohl der Reiz durch die passive Abknickung an verschiedenen Stellen des Körpers ansetzte (s. Abb. 8). Die Stärke der Gegenwendung ist also proportional der Anzahl der durch einen Knick laufenden Segmente und hängt nicht von der Lage der Knickstelle ab; die Segmente sind bezüglich der Reaktion gleichwertig[4].

Die Möglichkeit, daß zentralnervöse Prozesse und nicht die peripheren Meldungen verrechnet werden (Blest, 1960), soll weiter unten diskutiert werden.

4 Weitergehende Versuche zeigten eine geringe Abstufung der Reizwirksamkeit des vorderen, mittleren und hinteren Körperbereiches.

Die Versuche 11 und 12 zeigen fernerhin, daß andere als propriozeptive Reize, wie sie für einige untersuchte Tierarten als entscheidend angenommen wurden (Wilson and Hoy, 1968, bei *Oncopeltus*, Hemiptera; Douglas, 1966, bei *Rattus*), bei dem Gegenwendungsverhalten von *Schizophyllum* nur von untergeordneter Bedeutung sein können.

Versuch 13: Abnahme der Reaktionsstärke bei 90°

Vorversuche haben gezeigt, daß die Gegenwendung nach einem Winkellauf von 90° relativ schwächer ist, als bei 60°. Es soll geprüft werden, ob dafür nur eine Begrenzung des Arbeitsbereiches der Rezeptoren verantwortlich ist. Verglichen wurden Läufe durch Winkelgänge von 60° bzw. 90° mit Läufen durch viele kleine Winkelungen (Kreisbogengänge) mit entsprechender Gesamtgröße. In den Bogengängen werden die Segmente nur wenig gegeneinander abgebogen.

Die Ganganordnungen hatten jeweils gleiche Längen. Jeder Gang hatte ein gerades Endstück, so daß die Tiere vor der Gegenwendung jeweils wieder geradegerichtet waren. Die Bogengänge hatten Radien von 6,2 bzw. 20 cm Länge.

Zwischen Winkel- und Bogengang ergab sich kein Unterschied (Tabelle 1). Die relative Abnahme der Gegenwendung bei 90° liegt also nicht oder nicht nur am begrenzten Arbeitsbereich der Rezeptoren.

Versuch 14: Leistungsgrenze bei Bogengangläufen zunehmender Länge

Die Tiere durchliefen kreisbogenförmige Gänge ($r = 6{,}2$ cm) mit Bogenlängen, die Winkeln von insgesamt 60°, 90°, 160°, 180°, 200° und

Tabelle 1. *Gegenwendungen nach Durchlaufen geknickter bzw. kreisbogenförmiger Gänge. Jede Anordnung 90 Werte, 18 Tiere. Gegenwendungen nach Abbiegung um −90° gegen Abbiegungen um −60° sind gesichert ($P < 0{,}01$); Gegenwendungen nach Laufen durch den geknickten Gang und durch den gleichstark gekrümmten Teilkreis-Gang sind nicht gesichert ($P > 0{,}05$)*

(°)	Gangwinkel	Radius des Gangwinkels (cm)	Ganglänge (cm)	Gegenwendung (°)	Streuung s (°)
−90	scharfer Winkel	—	16	+68	±22
−90	kreisförmiger Winkel	6,2	16	+63	±24
−90	scharfer Winkel	—	27	+65	±28
−90	kreisförmiger Winkel	20,0	27	+67	±23
−60	scharfer Winkel	—	11	+59	±29
−60	kreisförmiger Winkel	6,2	11	+53	±29
−60	scharfer Winkel	—	18	+50	±33
−60	kreisförmiger Winkel	20,0	18	+54	±29

360° entsprachen. Aus Tabelle 2 läßt sich ersehen, daß die Stärke der Gegenwendung bei Gängen mit einem Gesamtwinkel von über 180° nicht mehr zunimmt. Da der Krümmungsradius stets der gleiche war, waren auch die Abbiegungsreize auf die segmentalen Rezeptoren gleich.

Die Ergebnisse der Versuche 13 und 14 weisen darauf hin, daß die maximal mögliche Stärke der Gegenwendung durch eine Kapazitätsgrenze im Zentralnervensystem bestimmt wird.

Tabelle 2. *Abhängigkeit der Gegenwendung von der Länge des Bogenganges. Jeder Versuch 30 Werte, 6 Tiere*

Gangwinkelung (°)	Gegenwendung (°)	Streuung s (°)
− 60	+49	±26
− 90	+63	±25
−160	+64	±31
−180	+82	±19
−200	+81	±25
−360	+81	±34

Versuch 15: Passive sukzessive Segmentabknickung

Nach den bisherigen Ergebnissen werden bei einem Winkellauf proportionale Größen der segmentalen Abbiegungen summiert und gespeichert. Im folgenden soll festgestellt werden, ob eine Summierung auch dann erfolgen kann, wenn efferente segmentale Erregungen an den Segmentabbiegungen nicht beteiligt sind.

Die Versuchsanordnung bestand aus einem Gang mit einer kreisbogenförmigen Winkelung von − 60° ($r = 6{,}2$ cm). Die Lauffläche innerhalb des Gangsystems war gegen die Gangwände verschiebbar. Dadurch konnten die Tiere nach Betreten des Ganges passiv fortbewegt werden. In der Gangwinkelung diente die Gangwand als Gegenkraft, so daß sukzessive passive Segmentabbiegungen möglich waren. Erst bei größerer Vorschubgeschwindigkeit wurde die aktive Vorwärtsbewegung der Tiere durch die auftretende Störung vollständig gehemmt; daher mußte im Mittel eine Vorschubgeschwindigkeit von 2,2 cm/sec angewandt werden, die um 37% über der mittleren Durchlaufgeschwindigkeit von 1,6 cm/sec lag, wie sie bei aktiven Kontrolläufen der Tiere gemessen wurde. Zusätzlich wurde ein Versuch mit einer sehr hohen Vorschubgeschwindigkeit von etwa 8 cm/sec durchgeführt.

Die Versuche zeigen (Tabelle 3), daß auch bei rein passiven Segmentabbiegungen eine Gegenwendung erfolgt. Die Stärke der Gegenwendung

Tabelle 3. *Gegenwendung nach passivem Hindurchschieben durch einen Bogengang (r = 6,2 cm). Jeder Versuch 120 Werte, 24 Tiere*

Versuchsablauf	Geschwindigkeit (cm/sec)	Streuung *s* (cm/sec)	Gegenwendung (°)	Streuung *s* (°)
Bogengang aktiv vorwärts	1,6	±0,2	+55	±30
Bogengang passiv vorwärts	2,2	±0,2	+40	±30
Bogengang passiv vorwärts	~8	—	+21	±26
Gerader Gang passiv vorwärts	—	—	+10	±22

bei einer Vorschubgeschwindigkeit von 2,2 cm/sec ist signifikant geringer als die nach einem aktiven Winkellauf ($P < 0{,}001$). Da die Gegenwendung bei sehr schneller Vorschubgeschwindigkeit (etwa 8 cm/sec) wiederum signifikant schwächer ist, als bei der Vorschubgeschwindigkeit von 2,2 cm/sec ($P < 0{,}001$), läßt sich eine Zeitabhängigkeit der Erregungssummierung vermuten.

Man kann annehmen, daß die Segmentabbiegungen in diesem Versuch nicht durch motorische Impulse des Tieres bewirkt wurden; die Gegenwendung erfolgte nach einer Summierung segmentaler Afferenzen. Aufgrund der Ergebnisse des Versuches wird vermutet, daß auch bei einem aktiven Biegungslauf der afferente und nicht der efferente Anteil der Erregungen der betreffenden Segmente summiert wird.

Die weiter oben schon erwähnte Möglichkeit (Blest, 1960), daß nicht periphere Erregungen, sondern rein zentrale Prozesse während der Wendung im Gang verrechnet werden, erscheint für *Schizophyllum* nach den Versuchen mit passiven Segmentabbiegungen unwahrscheinlich; denn obwohl durch den Fortfall des efferenten Anteils der zentralnervöse Ablauf normaler Winkelläufe sicherlich stark gestört war, treten Gegenwendungen auf.

Versuch 16: Die Rezeptoren

Für die Wahrnehmung der Biegung können segmentale Propriozeptoren in den Beinen oder im Rumpf verantwortlich sein. Beinrezeptoren könnten dadurch erregt werden, daß während eines Kurvenlaufes Zentrifugalkräfte eine Gewichtsverlagerung bewirken. Dies ist jedoch nicht der Fall: Nach einem Kontrollauf durch den Winkelgang wurde den Tieren etwa ein Drittel aller Beine beidseitig verklebt. Eine erneute

Prüfung im Winkelgang ergab keinen Unterschied zu Kontrollen mit intakten Tieren ($P > 0{,}05$).

Auch die Beinkoordination könnte ausgewertet werden: Bei ungestörtem Geradeauslauf bewegen sich gegenüberliegende Beine in Phase (Bethe und Thorner, 1933); eine Laufwendung bewirkt eine Phasenverschiebung (Meuer, 1967). Die Möglichkeit, daß solche Phasenverschiebungen entscheidende Informationen über die Laufwendung liefern, läßt sich durch Versuch 15, bei dem die Beine nicht koordiniert bewegt werden konnten, für *Schizophyllum* ausschließen.

Man muß also annehmen, daß die entscheidenden Informationen zur Messung der Rumpfbiegungen von segmentalen Propriozeptoren im Rumpf ausgehen. Über solche Rezeptoren ist bei Juliden nichts bekannt. Eggers (1928) weist in seinen Untersuchungen an Arthropoden lediglich auf das Fehlen von Chordotonalorganen im Rumpf von Tausendfüßlern hin.

II. Die Gegenwendung (Speicherentladung)

Versuch 17: Eingriffe in den Ablauf der Gegenwendung

Die Tiere durchliefen den Winkelgang und leiteten die Gegenwendung ein. Sobald $^1/_3$, $^1/_2$ oder $^2/_3$ des Tieres die Gegenwendung vollzogen hatten, wurde der hintere gegen den abgewinkelten vorderen Körperabschnitt durch Verschieben von G 2 geradegerichtet. Die Tiere verharrten daraufhin kurz, starteten dann aber unmittelbar mit einer erneuten Wendung im Sinne der vorhergegangenen Gegenwendung. Diese zweite Wendung war um so kleiner, je mehr Segmente bereits eine Gegenbiegung erfahren hatten (Abb. 9a). Biegt man den hinteren Körperabschnitt über die Geraderichtung hinaus um $-60°$ zur Gegenseite ab, so erfolgt ebenfalls eine erneute Wendung im Sinne der vorangegangenen Gegenwendung. Diese Wendung ist wiederum um so kleiner, je mehr Segmente bereits eine Gegenbiegung erfahren hatten (Abb. 9b); die beim Weiterlaufen auftretenden Biegungsafferenzen der hinteren Segmente werden der zweiten Wendung überlagert, so daß sie weiter verstärkt wird. Eine Interpretation der Ergebnisse erfolgt nach dem nächsten Versuch.

Versuch 18: Unterbrechen der Gegenwendung und Verhinderung einer unmittelbarenReaktion

Um festzustellen, ob im Versuch 17 das Geraderichten während der Gegenwendung die Reaktion unmittelbar beeinflußte, wurde zunächst wie im Versuch 17 verfahren, mit dem Unterschied, daß die Tiere nach dem Geraderichten an einer weiteren Wendung zunächst gehindert wurden, indem sie geradeaus in ein vorgehaltenes Glasröhrchen laufen mußten. Das Glasröhrchen wurde danach an einen geraden Gang

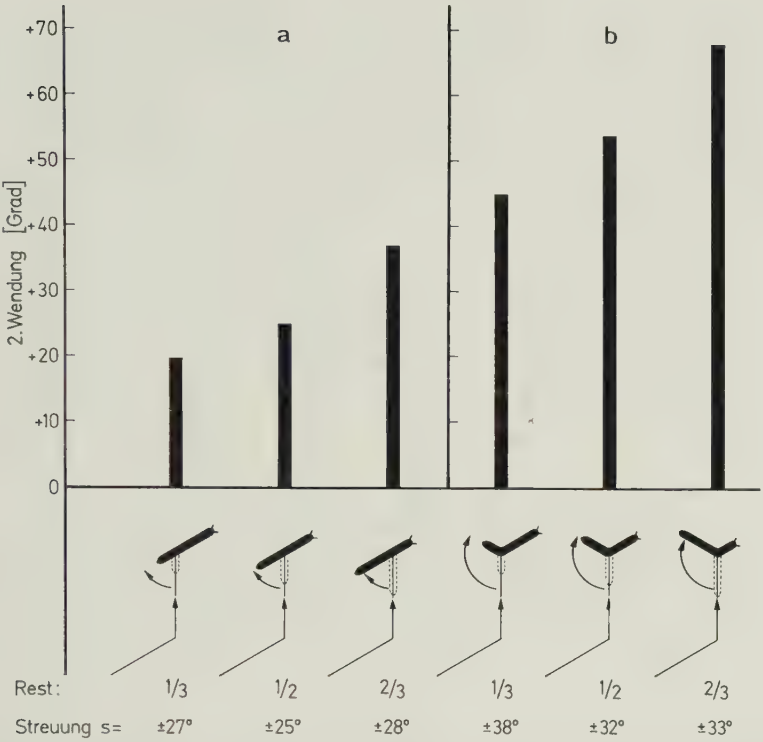

Abb. 9a u. b. Unterbrechung der Gegenwendung (1. Wendung). Abhängigkeit der zweiten Wendung von der Länge des Körperabschnittes, der bereits eine Gegenwendung ausgeführt hat. a Nach passivem Geraderichten. Jeder Block 215 Werte, 43 Tiere. b Nach passivem Abbiegen um $-60°$. Jeder Block 95 Werte, 19 Tiere. Abszissen: Länge des geradegerichteten bzw. abgebogenen Körperabschnittes. Ordinate: 2. Wendung, gemessen gegen die 1. Wendung. Alle Werte sind gegeneinander gesichert mit $P < 0{,}001$ oder $P < 0{,}01$ (Ausnahme a: „$^1/_2$“ gegen „$^1/_3$“ $P < 0{,}05$)

(Abb. 10a) bzw. an einen Winkelgang (Abb. 10b) angesetzt und die Wendung am Gangende protokolliert. Die Tiere machten eine weitere Wendung im Drehsinn der Gegenwendung. Die Wendung ist um so stärker, je weniger Segmente im Vorlauf eine Gegenbewegung ausgeführt hatten. Sie wird weiter verstärkt, wenn nach dem Geraderichten im Winkelgang weitere Biegungsreize einwirken.

Diskussion der Versuche 17 und 18

Die Versuche 17 und 18 lassen folgende Hypothese zu: Durch einen erzwungenen Biegungslauf werden segmentale afferente Erregungen

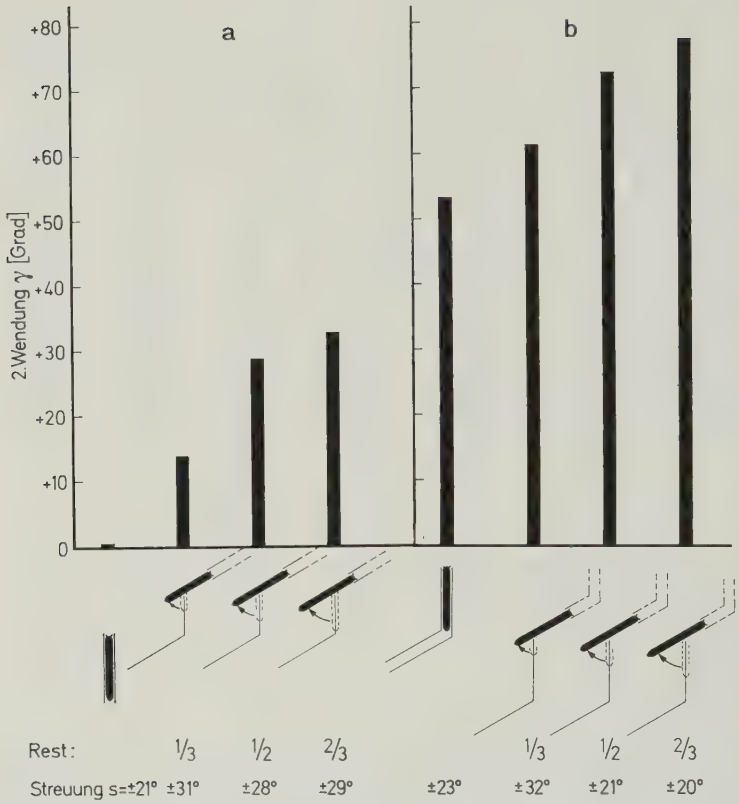

Abb. 10a u. b. Abhängigkeit der Gegenwendung γ von der Länge des Körperabschnittes, der nach einem unmittelbar vorangegangenen Lauf durch den Winkelgang (Vorlauf) keine Gegenwendung ausführen konnte. a Nach dem Vorlauf: Lauf durch einen geraden Gang. b Nach dem Vorlauf: Lauf durch den Winkelgang. Abszisse: Anteil der Tierlänge, der nach dem Vorlauf keine Gegenwendung ausgeführt hat. Ordinate: 2. Wendung, gemessen gegen G 2. Kontrolle: Lauf durch einen geraden (0°) bzw. durch den Winkelgang (−60°). Jeder Block 50 Werte, 10 Tiere. Alle Werte sind gegeneinander gesichert mit $P < 0{,}001$ oder $P < 0{,}01$; (Ausnahme a: „$^2/_3$“ gegen „$^1/_2$“ $P < 0{,}05$)

summiert. Diese Erregungen bewirken den Aufbau eines Erregungsungleichgewichtes im Sinne einer ungleichen Aufladung symmetrischer Zentren (Speicheraufladung, von Holst, 1950). Durch die segmentalen Erregungen während des Gegenbiegungslaufes wird dieses Erregungsungleichgewicht abgebaut (Speicherentladung). Die Gegenbiegung wird so eingeleitet, daß die Summe der Erregungen, die durch die einmalige Abbiegung aller Segmente während der Gegenwendung ausgelöst werden,

das Erregungsungleichgewicht gerade zu Null werden lassen. Die Ladung des Speichers wird also formal bestimmt durch die in jeder Bewegungsphase eingehenden Segmenterregungen, dividiert durch die Gesamtanzahl der Segmente. Die Segmentanzahl muß also zentral repräsentiert sein. Unterbricht man den Ablauf der Gegenwendung und damit die Speicherentladung, so bestimmt die noch verbleibende Ladung des Speichers, wiederum dividiert durch die Segmentanzahl, die Stärke einer erneuten Wendung.

Aus den Versuchen 17 und 18 könnte man folgern, daß während einer ungestörten Gegenwendung der jeweilige Speicherzustand nicht abgefragt wird, und erst ein äußerer Eingriff, wie z. B. das Geraderichten, die dann jeweils noch vorhandene Speicherladung in einer erneuten Wendung zur Wirkung kommen läßt. Ob das zutrifft, soll im nächsten Versuch geprüft werden.

Versuch 19: Passive Einleitung der Gegenwendung

Man kann bei einem Tier, das die Biegung im Winkelgang gerade durchlaufen hat, die Gegenwendung dadurch einleiten, daß man einen vorderen Körperabschnitt um $+60°$ in die Richtung der Gegenwendung abknickt. Der Gang wird anschließend entfernt.

Das Tier läuft daraufhin so lange in der vorgegebenen Richtung weiter, solange noch Segmente abgebogen sind und leitet dann eine zweite Wendung im gleichen Drehsinn ein. Wie stark diese ist, hängt davon ab, ein wie langer vorderer Körperabschnitt abgeknickt wurde. Ist er lang, so führen nur wenige Segmente die aktive Gegenbiegung aus; die zweite Wendung wird dann groß, da der Speicher kaum entladen ist (Abb. 11).

In den Versuchen 17 und 18 waren die Tiere während der Gegenwendung geradegerichtet bzw. in die Gegenrichtung abgebogen worden. Dabei war sofort eine neue Wendung erfolgt. In diesem Versuch wird die neue Wendung so lange blockiert, bis die erste vom ganzen Tier durchlaufen ist. Aus einem Vergleich läßt sich folgendes schließen: Solange Afferenzen einwirken, die durch eine Biegung im Sinne der Gegenwendung ausgelöst werden, ist eine erneute Wendungseinleitung blockiert, obwohl zu diesem Zeitpunkt der Speicher noch nicht vollständig entladen ist. Durch diesen Mechanismus wird bei *Schizophyllum* trotz einer segmental verzögerten Speicherentladung eine Kreisbewegung verhindert.

Es bleibt die Frage, ob nach Einleitung der Gegenwendung bis zu ihrer Beendung der Vorgang offen verläuft und lediglich der Entladungsprozeß registriert wird, oder ob eine ständige Kontrolle durch afferente Rückmeldung besteht.

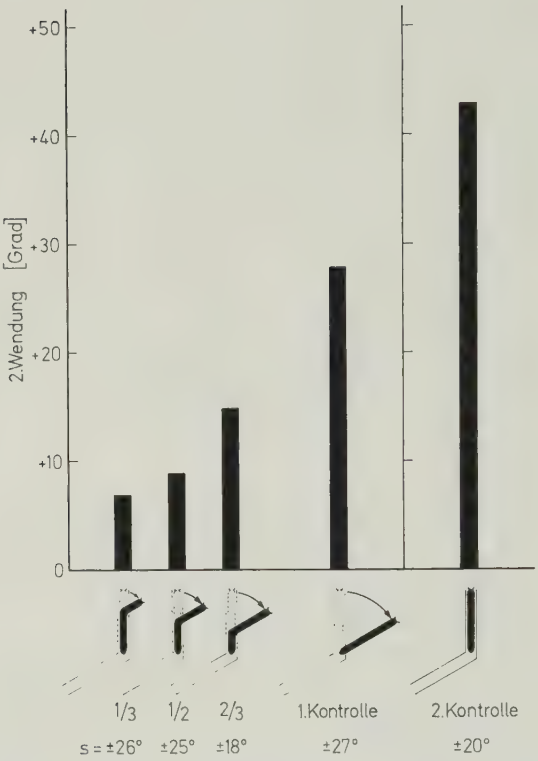

Abb. 11. Abhängigkeit der 2. Wendung von der Länge des vorderen Körperabschnittes, der nach einem Lauf durch den Winkelgang passiv in die Gegenwendungsrichtung (+60°) abgebogen wurde (1. Wendung). Abszisse: Länge des abgebogenen Körperabschnittes. Ordinate: 2. Wendung, gemessen gegen die 1. Wendung. 1. Kontrolle: Verschieben des ganzen Tieres in der Gegenwendungsrichtung. 2. Kontrolle: Lauf durch den Winkelgang. Alle Werte sind gegeneinander gesichert mit $P < 0{,}001$ oder $P < 0{,}01$ (Ausnahme „$^1/_3$“ gegen „$^1/_2$“ $P > 0{,}05$). Jeder Block 90 Werte, 18 Tiere

Versuch 20: Passive sukzessive Segmentabknickungen nach einem aktiven Winkellauf

Die Tiere durchliefen einen Winkelgang (−60°). Bevor sie am Gangende eine Gegenbiegung ausführen konnten, wurden sie nach der in Versuch 15 beschriebenen Methode durch einen Winkelgang von +60° geschoben (Geschwindigkeit 3,1 cm/sec). Dabei wurden die Segmente nacheinander passiv abgebogen. Die Tiere liefen am Gangende geradeaus weiter (Tabelle 4).

Tabelle 4. *Passive Vorwärtsbewegung während der Gegenwendung. Jeder Versuch 120 Werte, 24 Tiere. b) gegen c) nicht gesichert ($P > 0{,}05$)*

Versuch	Geschwindigkeit (cm/sec)	Streuung s (cm/sec)	Gegenwendung (°)	Streuung s (°)
a) $-60°$-Gang aktiv vorwärts	1,6	$\pm 0{,}2$	$+55$	± 30
b) $-60°$-Gang aktiv vorwärts und anschließend $+60°$ passiv vorwärts	3,1	$\pm 0{,}2$	-4	± 27
c) Gerader Gang aktiv vorwärts	—	—	$+3$	± 22

Es kann vorausgesetzt werden, daß an den passiven Segmentabknickungen keine segmentalen efferenten Erregungen beteiligt waren; die Entladung des Speichers ist also durch segmentale afferente Erregungen erfolgt. Trotz der schnellen Abbiegungsfolge ist die Entladung vollständig. Im Gegensatz zur Speicheraufladung (s. Tabelle 3) ist die Speicherentladung im Rahmen der vorliegenden Versuche also offensichtlich zeitunabhängig.

III. Polarisierung innerhalb des Wirkungsgefüges

Versuch 21: Rückwärtslauf

Die Tiere liefen in ein Glasrohr, das sich am Ende so verjüngte, daß sie nicht umkehren konnten. Sie liefen daraufhin rückwärts. An den ursprünglichen Eingang des Glasrohres wurden gerade oder gewinkelte ($+60°$, $-60°$) Glasrohre angesetzt, die die Tiere ebenfalls rückwärts durchliefen. Diese Glasröhrchen wurden entfernt, sobald die Versuchstiere den Ausgang passiert hatten und weiter in ein kurzes, gerades Glasröhrchen zu etwa $^3/_4$ hineingelaufen waren. Sie verharrten kurz und liefen dann vorwärts. Der Vorwärtslauf wurde ausgewertet. Glasrohr und Auslösen der Gegenwendung durch Wegziehen eines Glasrohrstückes stören das normale Gegenwendungsverhalten der Tiere nicht, wie Kontrolläufe ergaben ($P > 0{,}05$).

Folgende Ergebnisse sollen aus Tabelle 5 herausgegriffen werden: Durchläuft ein Tier nacheinander dieselbe Winkelung vorwärts und rückwärts, so läuft es anschließend geradeaus vorwärts (s. Tabelle 5f). Durchläuft es vorwärts eine Winkelung und darauf rückwärts einen geraden Gang, so macht es eine Gegenwendung, die etwa gleich groß ist

Tabelle 5. *Gegenwendungen nach Vorwärts- und Rückwärtsläufen durch den geraden und durch den Winkelgang. Jeder Versuch 50 bzw. 30 Werte, 10 Tiere*

Versuch Gangwinkelung (°)	Gegenwendung γ (°)	Streuung s (°)
a) $-60°$ vorwärts	$+50$	± 30
b) $-60°$ rückwärts	S-förmiger Verlauf der Gegenwendung: $\alpha + 19°$, $\beta + 6°$	
c) geradeaus vorwärts	$+ 5$	± 37
d) geradeaus rückwärts	$+ 6$	± 43
e) $-60°$ vorwärts, anschließend geradeaus rückwärts	$+42$	± 41
f) $-60°$ vorwärts, anschließend $-60°$ rückwärts	$+ 8$	± 42
g) $-60°$ vorwärts, anschließend $+60°$ rückwärts	zweigipfelige Verteilung: Gipfel bei $+70°$ und $-70°$	

wie nach einem Vorwärtslauf durch das Winkelrohr (Tabelle 5e und a). Eine Besprechung der Ergebnisse soll nach dem nächsten Versuch erfolgen.

Versuch 22: Passive Richtungsumkehr

Die Tiere wurden nach der bereits im Versuch 15 beschriebenen Methode langsam (1,8 cm/sec) rückwärts durch verschiedene Ganganordnungen geschoben. Die Richtungsumkehr und die sukzessiven Segmentabbiegungen erfolgten somit passiv. Nach Anhalten der Bewegung und Entfernung der Gangwände liefen die Tiere augenblicklich vorwärts weiter.

Folgende Ergebnisse aus Tabelle 6 werden herausgegriffen: Schiebt man die Tiere rückwärts durch einen Winkelgang, so laufen sie anschließend in der gleichen Richtung weiter, die sie nach Hindurchschieben durch einen geraden Gang einschlagen ($P > 0{,}05$: s. Tabelle 6c und d). In dieselbe Richtung laufen sie auch ($P > 0{,}05$), wenn man sie einen Winkelgang durchlaufen läßt und sie darauf durch einen spiegelbildlich gewinkelten Gang rückwärts hindurchschiebt (s. Tabelle 6g). Schiebt man sie hingegen durch denselben Winkelgang zurück, den sie zuvor vorwärts durchlaufen haben, so zeigen sie anschließend eine Gegenwendung. Die Gegenwendung ist etwa ebenso groß wie nach einem Vorwärtslauf durch den Winkelgang ($P > 0{,}05$; s. Tabelle 6f und e).

Tabelle 6. *Gegenwendungen nach aktiven Läufen und passivem Hindurchschieben vorwärts und rückwärts durch den geraden und durch den Winkelgang. A. Jeder Versuch 120 Werte, 24 Tiere. B. Jeder Versuch 30 Werte, 6 Tiere*

Versuch Gangwinkel (°)	Geschwindigkeit (cm/sec)	Streuung s (°)	Gegenwendung γ (°)	Streuung s (°)
A. a) $-60°$ aktiv vorwärts	1,6	$\pm 0{,}2$	$+55$	± 30
b) $-60°$ passiv vorwärts	2,2	$\pm 0{,}2$	$+40$	± 30
c) $-60°$ passiv rückwärts	1,8	$\pm 0{,}2$	$+16$	± 20
d) Geradeaus passiv vorwärts	—	—	$+10$	± 22
B. e) $-60°$ aktiv vorwärts	—	—	$+53$	± 16
f) $-60°$ aktiv vorwärts, anschließend $-60°$ passiv rückwärts	—	—	$+53$	± 29
g) $-60°$ aktiv vorwärts, anschließend $+60°$ passiv rückwärts	—	—	$+8$	± 30
h) Geradeaus aktiv vorwärts	—	—	$+10$	16

Diskussion der Versuche 21 und 22

Aus den Ergebnissen der Versuche 21 und 22 geht hervor: Der Speicher, der nach einem *aktiven* Vorwärtslauf durch einen Linksgang aufgeladen worden ist, wird bei einer anschließenden *passiven* Rückwärtsbewegung durch einen Rechtsgang entladen. Erfolgen bei der passiven Rückwärtsbewegung gleichartige Segmentabbiegungen wie bei einem unmittelbar vorangegangenen Vorwärtslauf, so wird der Speicher weder entladen, noch stärker aufgeladen. Läuft das Tier hingegen *aktiv* durch einen Gang mit einer Linksbiegung vorwärts und anschließend denselben Gang *aktiv* rückwärts, so wird der durch den Vorwärtslauf aufgeladene Speicher durch den Rückwärtslauf entladen, obwohl die Segmente wie im Vorwärtslauf Linksabbiegungen erfahren haben.

Der Vergleich der Ergebnisse läßt folgende Erklärung zu: Mit der Umschaltung der Bewegungskoordination von einer Vorwärtsbewegung in eine Rückwärtsbewegung kehrt sich die Vorzeichenbewertung der

Biegungsafferenzen um. Gleiche Segmentabbiegungen werden, wie der Versuch zeigt, zu Null verrechnet. Bei passiver Rückwärtsbewegung sind die Tiere, wie sich aus dem Verhalten während der Versuche schließen läßt (ständige Laufversuche nach vorwärts), „vorwärtsgeschaltet". Segmentafferenzen werden hier also wie bei Vorwärtsläufen gewertet, d.h., Erregungen aus Segmentabbiegungen nach links und rechts werden subtrahiert.

Das Ergebnis des Versuches, bei dem die Tiere ohne vorangegangenen Vorwärtslauf rückwärts durch einen Winkelgang gezogen wurden, zeigt darüber hinaus, daß bei einem zentral „vorwärtsgeschalteten" Tier Afferenzen, die durch passive Rückwärtsbewegung in „falscher" Segmentreihenfolge auftreten, nicht gespeichert werden. Dieses Ergebnis erklärt auch, warum bei den nacheinander erfolgten gleichartigen Segmentabbiegungen während eines aktiven Vorwärtslaufes und einer passiven Rückwärtsbewegung die anschließende Gegenwendung nicht verstärkt wird.

Für die Ergebnisse aus einem aktiven Rückwärtslauf durch ein gewinkeltes Glasrohr ohne vorhergegangenen Vorwärtslauf (s. Tabelle 5b) oder nach einem Vorwärtslauf durch einen linksgewinkelten Gang und anschließendem Rückwärtslauf durch einen rechtsgewinkelten Gang (s. Tabelle 5g), ist eine endgültige Erklärung vorläufig nicht möglich. In beiden Versuchen liegen vermutlich getrennte Speicheraufladungen durch Rückwärts- und Vorwärtsläufe vor, deren Wirkungen offensichtlich nicht koordiniert sind.

Zusammenfassend läßt sich also folgende Hypothese aufstellen: Die Vorzeichenbewertung einer Afferenz wechselt mit der zentralen Richtungsumschaltung der Bewegungskoordination (wobei das Vorzeichen der Efferenz ebenfalls umgekehrt wird).

Dieses Ergebnis findet in Untersuchungen von von Holst (1933) an *Hepialis* eine Parallele. In jenem Falle entsteht ein Erregungsungleichgewicht durch einseitige Enthirnung. „Die rechts enthirnte Raupe hat die dauernde Tendenz, Linksdrehungen auszuführen; das geschieht beim Vorwärtskriechen durch Krümmungen nach links, beim Rückwärtskriechen nach rechts" (aus von Holst, 1934, S. 404). Auch hier haben die Efferenzen offensichtlich ein mit der Richtungsumschaltung wechselndes Vorzeichen.

Außerdem ist mit der Richtungsschaltung der Bewegungskoordination offensichtlich eine Polarisierung der Afferenzfolge verbunden. Diese Abhängigkeit gilt nur für die Speicheraufladung (bzw. die Erregungssummierung). Für die Speicherentladung ist die Reihenfolge der segmentalen Afferenzen, wie die Versuche mit passiver Rückwärtsbewegung gezeigt haben, ohne Bedeutung.

IV. Der „Homostrophische Reflex"

Biegt man bei *Schizophyllum* hintere Segmente seitlich ab, so reagiert das Tier mit einer Gegenbiegung der vorderen Segmente. Diese Reaktion

ist bei Lumbriciden, Nereiden und Juliden beschrieben worden (Crozier and Moore, 1923; Moore, 1923a, b). Crozier and Moore (1923) lösten bei Juliden diese reaktive vordere Gegenbiegung aus, indem sie sowohl beim ruhenden als auch beim laufenden Tier einen hinteren Körperabschnitt abbogen. Sie faßten beide Reaktionen unter dem Begriff „Homostrophischer Reflex" zusammen.

Versuch 23: Abbiegung am fixierten Tier

Es sollte untersucht werden, in welcher Weise die vordere Gegenbiegung von der Stärke und vom Ort der hinteren Abbiegung abhängt.

Die Tiere wurden durch eine Klammer, die an einem Mikromanipulator befestigt war, am Weiterlaufen gehindert. Die Spannung der Klammer konnte variiert werden. Die Klammer setzte zwischen erstem und zweitem Drittel des Tieres an und fixierte ca. sechs Segmente (maximal ein Fünftel der Tierlänge). Als Auflagefläche diente für die Tiere weißes Filterpapier, das über einem Lichtkasten befestigt war. Die Anordnung war von einem 20 cm hohen weißen Zylinder umgeben. Durch die diffuse Beleuchtung von unten (990 Lux) trat keine Schattenbildung auf; die Verbindungsstücke zwischen der Klammer und dem außerhalb der Arena befindlichen Mikromanipulator waren aus Glas hergestellt, um den Tieren möglichst keine optischen Marken zu bieten. Es wurden verschieden lange hintere Körperabschnitte mit der Hand unterschiedlich stark seitlich abgeknickt. Die Stellungen des Tieres wurden mit einer Kamera aufgenommen (s. Methode). Nach Einsetzen einer Reaktion (vordere Gegenbiegung) wurden jeweils drei Photos im Abstand von je 5 sec gemacht, deren Ergebnisse zur Auswertung dieser Reaktion gemittelt wurden. Die Gesamtlänge des Tieres, die Längen der frei liegenden hinteren und vorderen Körperabschnitte, die Längen des abgebogenen Teiles der hinteren und vorderen Körperabschnitte und die Winkel der hinteren und vorderen Abbiegung wurden auf dem projizierten Filmbild ausgemessen.

Aus den Ergebnissen geht hervor, daß die Stärke der vorderen Gegenbiegung von der Stärke der hinteren Abbiegung abhängt (Abb. 12). Faßt man die Längen des abgebogenen Körperabschnittes in zwei Klassen von weniger als 40% der Gesamtlänge des Tieres und mehr als 40% der Gesamtlänge zusammen, so läßt sich zeigen, daß die Stärke der Gegenbiegung vom Ort der Abbiegung unabhängig ist (s. Abb. 12).

Das Ergebnis zeigt, daß bei einem fixierten Tier die wenigen Afferenzen, die durch eine einmalige passive Abbiegung hinten ausgelöst werden, eine vordere Gegenbiegung entsprechender Stärke auslösen. Dieses Ergebnis soll im Anschluß an den nächsten Versuch noch einmal aufgegriffen werden.

Versuch 24: Abbiegung am laufenden Tier

Die Gegenwendung nach Abbiegung hinterer Körperabschnitte am frei laufenden Tier wurden gemessen.

Die Versuche wurden unter Rotlicht durchgeführt. Die Tiere liefen in einer Arena frei vorwärts. Den laufenden Tieren wurden verschieden lange hintere Körperabschnitte mit einer Trovidurschablone in einer scharfen Winkelung von etwa 90° abgeknickt. Sie liefen daraufhin aus dieser Stellung heraus auf freier

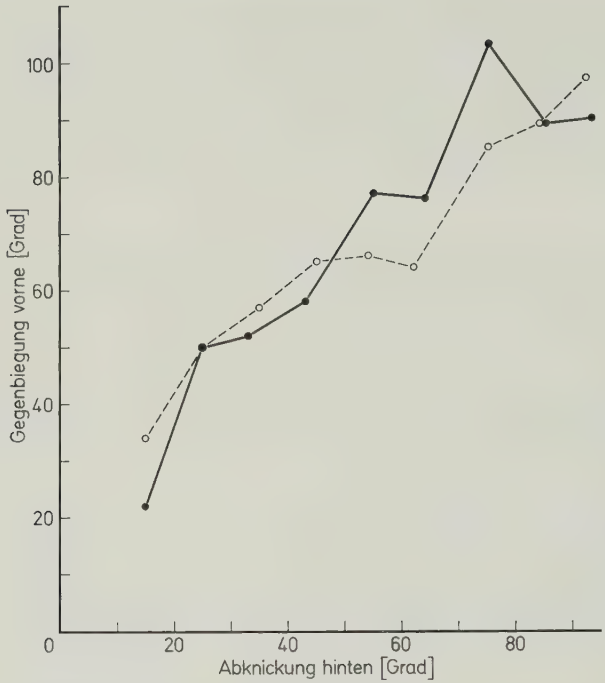

Abb. 12. Abhängigkeit der vorderen Gegenbiegung von der Stärke und vom Ort der hinteren Abknickung. Versuche am stehenden Tier. • und durchgezogene Kurve: mehr als 40% der Tierlänge hinten abgeknickt. ∘ und unterbrochene Kurve: weniger als 40% der Tierlänge hinten abgeknickt. Jeder Punkt mindestens 20 Werte, insgesamt 21 Tiere

Fläche weiter. Die Bewegung des Hinterendes wurde nachgezeichnet. Der Winkel der hinteren Abbiegung wurde gemessen; die Gegenwendung wurde wie bei den Ganglaufversuchen ausgewertet. Von einigen Läufen wurden zusätzlich Filmaufnahmen (s. Methode) gemacht.

Parallel zu diesem Versuch wurde der folgende Kontrollversuch durchgeführt: Die Tiere durchliefen einen geraden Gang. Beim Passieren der Verbindungsstelle zwischen G 1 und G 2 wurden verschieden lange hintere Körperabschnitte um 90° abgeknickt. Die Tiere waren durch die Gangwände von G 2 an einer sofortigen Gegenwendung gehindert. Nachdem der abgebogene Körperabschnitt die Gangwinkelung durchlaufen hatte, wurde dem Tier die Möglichkeit einer Gegenwendung gegeben, indem die Gangwände entfernt wurden. Der anschließende freie Lauf wurde nachgezeichnet und ausgewertet.

Zur Auswertung in beiden aufgeführten Versuchen wurden die Gegenwendungen (Übergangswinkel β) in Prozent des hinteren Abbiegungswinkels ausgedrückt.

Nach einer hinteren Abbiegung reagieren die frei laufenden Tiere sofort mit einer schwachen Gegenbiegung. Im Weiterlaufen folgen

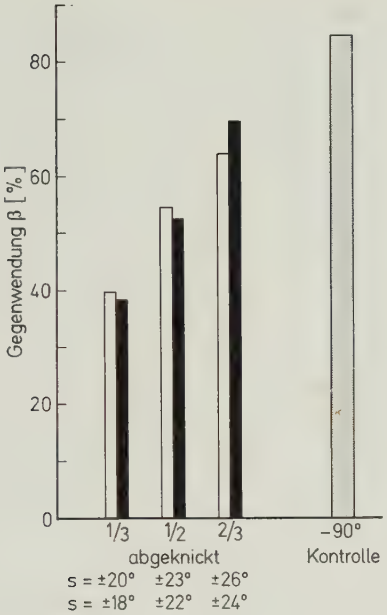

Abb. 13. Abhängigkeit des Übergangswinkels β von der Länge des hinteren Körperabschnittes, der beim laufenden Tier passiv um ca. 90° gegen den vorderen abgeknickt wurde. Die vordere Gegenwendung ist in % der hinteren Abbiegung auf der Ordinate aufgetragen. Auf der Abszisse sind die Längen der abgeknickten hinteren Körperabschnitte (bezogen auf die Tierlänge) aufgetragen. Helle Blöcke: Eine Gegenwendung nach der Abbiegung war sofort möglich; dunkle Blöcke: Eine Gegenwendung nach der Abknickung war erst möglich, nachdem der ganze abgebogene hintere Körperabschnitt die Winkelung durchlaufen hatte. Jeder Block 95 Werte, 19 Tiere

ständig weiter kleine Gegenbiegungen, solange noch hintere Segmente abgebogen sind. Der Übergangswinkel β, der also auf einem Kreisbogen erreicht wird (Filmauswertung), hängt somit in seiner Größe von der Länge des hinteren abgebogenen Körperabschnittes ab. Dieser Übergangswinkel ist nicht signifikant verschieden von dem in dem Parallelversuch gemessenen, bei dem die Tiere an einer sofortigen Gegenwendung gehindert waren (Abb. 13). Die Tiere starten hier allerdings zur Gegenwendung in einer scharfen Biegung; der Übergangswinkel β wird in einem geraden Lauf erreicht.

Diskussion der Versuche 23 und 24

Aus den Versuchen ergeben sich folgende Schlußfolgerungen: Knickt man einem laufenden Tier einen hinteren Körperabschnitt ab, so bewirkt

die Afferenz der jeweils gegeneinander abgebogenen Segmente eine vordere entgegengesetzte Wendung. Die Größe der Gegenwendung entspricht einem Erregungsungleichgewicht, das durch eine Einzelafferenz aufgebaut und auf das ganze Tier umgerechnet wird (s. auch Diskussion Versuch 18); die Gegenwendung ist daher sehr klein. Solange beim Weiterlaufen aber hinten Biegungsafferenzen auftreten, setzt das Tier zu neuen derartigen kleinen Gegenwendungen an. Dadurch wird die endgültige Laufrichtung (Übergangswinkel β) davon abhängig, wie groß der Teil des Tieres war, der abgebogen worden war. Der Übergangswinkel β ist nicht von dem Winkel β zu unterscheiden, der eingeschlagen wird, wenn alle hinteren Segmentafferenzen summiert werden und erst dann eine Gegenbiegung möglich ist (vgl. Abb. 13).

Ein Vergleich der Versuche 23 und 24, am fixierten und am laufenden Tier, zeigt nun Folgendes: Während beim fixierten Tier Afferenzen, die durch die Biegung zweier Segmente gegeneinander ausgelöst werden, bereits zu einer vollen vorderen Gegenbiegung führen, werden die beim laufenden Tier auf die gleiche Weise ausgelösten Afferenzen jeweils auf alle Segmente umgerechnet und bewirken nur eine schwache Gegenbiegung. Offensichtlich muß man also zwischen einer Afferenzwirkung beim ruhenden und beim laufenden Tier unterscheiden. Diese Annahme wird durch einen hier nicht angeführten Versuch gestützt, bei dem die Afferenzwirkungen beim ruhenden und laufenden Tier kombiniert wurden.

Aufgrund der Versuche 23 und 24 erscheint es als nicht gerechtfertigt, den Begriff „Homostrophischer Reflex" in gleichem Sinne auf das Gegenwendungsverhalten fixierter und laufender Tiere anzuwenden.

E. Schlußfolgerungen

Nach den Ergebnissen aller Versuche läßt sich das Gegenwendungsverhalten von *Schizophyllum* durch den Prozeß einer Speicheraufladung und Speicherentladung beschreiben. Die Speicheraufladung erfolgt durch die Summierung der während der Gangwendung ausgelösten segmentalen Afferenzen, die Speicherentladung durch die segmentalen Afferenzen der Gegenwendung. Die in den Speicher eingehenden Biegungsafferenzen werden zur Festlegung der Stärke der Gegenwendung formal dividiert durch die Segmentanzahl (s. Versuch 21 und 22). Die Division durch die Segmentanzahl entfällt beim Abbiegen am nicht fortbewegten Tier (s. „Homostrophischer Reflex", Versuch 23 und 24). Die Frage, ob die Segmentanzahl als physiologische Größe in die Berechnung des Betrags des Gegenwendungswinkels eingeht, könnten Versuche mit operativ verkürzten Tieren beantworten. Wenn ja, würde man von einem halbierten Tier eine der Gangwendung entsprechende volle Gegenwendung er-

warten, wenn nein, ein Verhalten wie in den Versuchen 11 und 12 — nämlich eine Gegenwendung proportional der Anzahl der Segmente, die eine Abbiegung erfahren. In Übereinstimmung mit Überlegungen von Bethe und Salmonson (1930) weist von Holst (1933) bei der Deutung seiner Tierverkürzungsversuche an *Lithobius* auf die funktionelle Beziehung des Ausmaßes der Wirkung eines „Zentrums" auf die Größe des übrigen zentralen Bereiches hin. Wie aus den Ergebnissen der Versuche 17 und 18 dieser Arbeit, erweist sich auch dort „quantitativ das ganze Bauchmark als Zentrum für die vom Hirn qualitativ bestimmte tonische und motorische Veränderung" (s. von Holst, 1933, S. 122).

Die Versuche haben gezeigt, daß die Vorgänge der Speicheraufladung unterschiedlichen Gesetzmäßigkeiten unterworfen sind: Die Speicheraufladung, die mit einer Summierung der afferenten segmentalen Erregungen verbunden ist, ist an eine bestimmte zeitliche und räumliche Afferenzfolge gebunden (s. Versuche 15, 21 und 22); die Speicherentladung erweist sich im vorliegenden Versuchsrahmen als unabhängig von diesen beiden Faktoren (s. Versuche 20 und 22). Darüber hinaus wird während der Speicherentladung durch die Gegenbiegungsafferenzen, entweder durch einen über das Afferenzvorzeichen gesteuerten Schaltmechanismus oder über eine kontinuierliche Regelung, eine erneute Biegungseinleitung im Drehsinn der Gegenwendung gehemmt (s. Versuch 19).

Die Speicherung erfolgt zentral, vermutlich in den Kopfganglien. Die Möglichkeit eines ganglionären Speicherauf- und -abbaues kann nach den Ergebnissen der Versuche 17 und 18 ausgeschlossen werden: Die Unterbrechung des Entladungsvorganges bewirkt die Einleitung einer erneuten Wendung, deren gesetzmäßige Größe durch die Abbiegung von Kopf und ersten Segmenten festgelegt wird. Darüber hinaus zeigten bereits die Versuche 11 und 12, daß ein Speicher, der durch starke Afferenzen einiger weniger Segmente aufgeladen worden ist, durch schwache Afferenzen aller Segmente beim Gegenbiegungslauf entladen werden kann.

Die Versuche 15 und 20 haben gezeigt, daß für die Speicherauf- und -entladung afferente Meldungen hinreichend sind; ob sie auch notwendig sind dafür, müßten weitere Versuche, z. B. mit deafferentierten Tieren, zeigen. Außer an der Aufladung des zentralen Speichers sind die segmentalen Afferenzen wahrscheinlich an der Kontrolle der einzelnen Segmentabbiegung beteiligt. Man kann nämlich davon ausgehen, daß bei einem aktiven Winkellauf die einzelnen Segmentabbiegungen nicht rein passiv erfolgen, indem sie nach einer vorderen Biegungseinleitung durch Zugkräfte rein mechanisch ausgelöst werden[5]. Die einzelnen Segment-

5 Diese Annahme beruht auf Beobachtungen aus hier nicht aufgeführten Versuchen.

abbiegungen erfolgen aktiv durch efferente Impulse, die an die intersegmentalen Muskeln weitergeleitet werden. Diese segmentalen efferenten Erregungen, die für die Speicherauf- und -entladung nicht notwendig sind (s. Versuche 15 und 20) werden sehr wahrscheinlich mit der jeweiligen segmentalen Afferenz verrechnet. Damit wäre jedes Segment in seiner Bewegung kontrolliert, wobei nach den bisherigen Versuchen die beiden Möglichkeiten der Reafferenz-Verarbeitung offen bleiben, nämlich, ob es sich dabei um eine Efferenzkopie-Schaltung oder um einen Regelvorgang mit Sollwertverstellung (von Holst u. Mittelstaedt, 1950) handelt.

In der Einleitung wurde auf den Begriff „reactive inhibition" hingewiesen, mit dem mehrere Autoren die Beteiligung des Zentralnervensystems an dem Gegenwendungsverhalten charakterisieren. Eine Wendewiederholung soll demnach zentral gehemmt werden. Abgesehen davon, daß „reactive inhibition" keine Erklärung für die Bevorzugung einer Gegenwendung gegenüber einem Geradeauslauf bieten würde (s. auch Dingle, 1964b), zeigen die Versuche 17 und 18 dieser Arbeit, daß für *Schizophyllum* diese Deutung des Gegenwendungsverhaltens unbefriedigend ist: Wenn man die Gegenwendung durch Geraderichten des Tieres unterbricht, so erfolgt eine erneute Wendung im Drehsinn der eben eingeleiteten. Es kann sich hier also nicht um eine selbstinduzierte Hemmung einer Reaktion handeln. Diese und andere Versuche dieser Arbeit weisen auf den oben diskutierten Auf- und Abbau eines Erregungsgleichgewichtes hin, das von der Afferenzstärke abhängt. Ein konsequentes Winkelalternieren bei vielen hintereinandergeschalteten T-Gängen, wie es verschiedentlich als Test für eine Gegenwendungstendenz verstanden worden ist, ist nach den vorliegenden Versuchen für *Schizophyllum* nicht zu erwarten: Durch eine Linkswendung z.B. wird der Speicher aufgeladen, durch eine nachfolgende Rechtswendung entladen, so daß für jede zweite Wendungsentscheidung die Wahrscheinlichkeit für Rechts- und Linkswendung gleich hoch ist; d.h., es sind bei diesem Test maximal 75% alternierende Wendungen zu erwarten.

Das Gegenwendungsverhalten kann als ein Orientierungsverhalten angesehen werden, bei dem der äußere Bezugspunkt in diesem Falle durch einen inneren Bezugspunkt ersetzt ist. Als Bezug kann man die Körperlängsachse annehmen, wobei durch eine Nullage der einzelnen Segmente zueinander ein bestimmtes zentrales Erregungsgleichgewicht festgelegt ist, das nach einer Verschiebung durch Abbiegung der Segmente wieder angestrebt wird. Für rein kinästhetisch orientierte Läufe beim Heimfindeverhalten von Tieren (Görner, 1958, 1966; v. Hagen, 1966; Moller, 1970) ließe sich ein ähnlicher Mechanismus denken, durch den ein bestimmtes Erregungsgleichgewicht jeweils wieder hergestellt wird.

Der Gegenwendungsmechanismus ermöglicht es dem Tier, auch bei Fehlen konstanter äußerer Orientierungsmarken, nach vorübergehenden Ablenkungen durch wechselnde Außenreize, einen geraden Kurs beizubehalten. So läßt sich umgekehrt, z. B. aus dem Auftreten einer Gegenwendung im Anschluß an eine vorübergehende optische Ablenkung des Tieres von der Geradeausrichtung (s. Versuch 6) auf eine Möglichkeit eines Einflusses des Gegenwendungsverhaltens auf Orientierungsbewegungen schließen, die aufgrund von Außenreizen erfolgen. Soweit Interaktionen zwischen dem Gegenwendungsverhalten und anderen Orientierungssystemen möglich sind, läßt sich eine antagonistische Wirkung voraussagen.

Literatur

Barnwell, F. H.: An angle sense in the orientation of a millipede. Biol. Bull. **128**, 33—50 (1965).

Bartels, M.: Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an der Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (Cl.). Z. vergl. Physiol. **10**, 527—593 (1929).

Bartschelet, E.: Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms. Washington: Amer. Inst. Biol. Sci. 1965.

Bethe, A., Salmonson, A.: Beziehungen zwischen Bewegungsfrequenz und Größe des Ausbreitungsgebietes der Erregungen (Versuche an Würmern und Myriapoden). Pflügers Arch. ges. Physiol. **224**, 750—760 (1930).

— Thorner, H.: Koordinationsstudien an vielbeinigen Tieren (Myriapoden). Pflügers Arch. ges. Physiol. **232**, 409—431 (1931).

Blest, A. D.: The evolution, ontogeny and quantitative control of settling movements of some new world Saturniid moths, with some comments on distance communication by honey bees. Behaviour **16**, 188—253 (1960).

Crozier, W. J., Moore, A. R.: Homostrophic reflex and stereotropism in diplopods. J. gen. Physiol. **5**, 597—604 (1923).

Dingle, H.: Correcting behaviour in boxelder bugs. Ecology **42**, 207—211 (1961).

— Further observations on correcting behaviour in boxelder bugs. Anim. Behav. **12**, 116—124 (1964a).

— Correcting behaviour in mealworms (*Tenebrio*) and the rejection of a previous hypothesis. Anim. Behav. **12**, 137—139 (1964b).

— Turn alternation in bugs on a causeway as a delayed compensatory response and the effects of varying visual inputs and length of straight path. Anim. Behav. **13**, 171—177 (1965).

Douglas, R. J.: Cues for spontaneous alternation. J. comp. physiol. Psychol. **62**, 171—183 (1966).

Eggers, F.: Die stiftführenden Sinnesorgane. Morphologie und Physiologie der chordotonalen und der tympanalen Sinnesapparate der Insekten. Berlin: Gebr. Borntraeger 1928.

Görner, P.: Die optische und kinästhetische Orientierung der Trichterspinne *Agelena labyrinthica*, (Cl.). Z. vergl. Physiol. **41**, 111—153 (1958).

— Über die Koppelung der optischen und kinästhetischen Orientierung bei der Trichterspinne *Agelena labyrinthica* (Cl.) und *Agelena gracilens* (C. L. Koch). Z. vergl. Physiol. **53**, 253—276 (1966).

Grosslight, J. H., Harrison, P. C.: Variability of response in a determined sequence in a mealworm (*Tenebrio molitor*): an experimental test of alternative hypotheses. Anim. Behav. **9**, 100—103 (1961).

Grosslight, J. H., Thicknor, W.: Variability and reactive inhibition in the mealworm as a function of determined turning sequences. J. comp. physiol. Psychol. **46**, 35—38 (1953).

Hagen, H.-O. v.: Nachweis einer kinästhetischen Orientierung bei *Uca rapax*. Z. Morph. Ökol. Tiere **58**, 301—320 (1967).

Holst, E. v.: Zwei Versuche zum Hirnproblem der Arthropoden. Pflügers Arch. ges. Physiol. **234**, 114—124 (1933).

— Motorische und tonische Erregungen und ihr Bahnverlauf bei Lepidopterenlarven. Z. vergl. Physiol. **21**, 395—414 (1934).

— Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen. Z. vergl. Physiol. **32**, 60—120 (1950).

— Mittelstaedt, H.: Das Reafferenzprinzip. Naturwissenschaften **37**, 464—476 (1950).

Hughes, R. H.: Some observations of correcting behaviour in woodlice (*Porcellio scaber*). Anim. Behav. **14**, 319 (1966).

— Turn alternation in woodlice (*Porcellio scaber*). Anim. Behav. **15**, 282—286 (1967).

Hull, C. L.: Principles of behaviour. New York, N. Y.: Appleton-Century, Inc. 1943.

Jander, R.: Insect orientation. Ann. Rev. Entomol. **8**, 95—114 (1963).

Klein, K.: Über die Helligkeitsreaktionen einiger Arthropoden. Z. wiss. Zool. **145**, 1—38 (1934).

Kupfermann, I.: Turn alternation in the pill bug (*Armadillidium vulgare*). Anim. Behav. **14**, 68—72 (1966).

Lindauer, M.: Allgemeine Sinnesphysiologie: Orientierung im Raum. Fortschr. Zool. **16**, 58—140 (1964).

Meuer, R.: Untersuchungen zur homostrophischen Reaktion von Juliden (Diplopoden). Examensarbeit Göttingen 1967.

Moller, P.: Die systematischen Abweichungen bei der optischen Richtungsorientierung der Trichterspinne *Agelena labyrinthica*. Z. vergl. Physiol. **66**, 78—106 (1970).

Moore, A. R.: Muscle tensions and reflexes in the earthworm. J. gen. Physiol. **5**, 327—33- (1923a).

— The reaction of *Nereis virens* to unilateral tensions of its musculature. J. gen. Physiol. **5**, 451—452 (1923b).

Watanabe, M., Iwata, R. S.: Alternative turning response of *Armadillidium vulgare*. Ann. Anim. Psychol. (Tokyo) **6**, 75—82 (1965).

Wilson, D. M., Hoy, R. R.: Optomotor reaction, locomotory bias and reactive inhibition in the milkweed bug *Oncopeltus* and the beetle *Zophobas*. Z.vergl. Physiol. **58**, 136—152 (1968).

Marie-Luise Burger
Max-Planck-Institut für
Verhaltensphysiologie
Abteilung Mittelstaedt
BRD-8131 Seewiesen
Deutschland